Vergleichend-anatomische Untersuchung der abdominalen Muskulatur und der Gonoducte männlicher Ephemeroptera-Imagines (Insecta)

Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften
der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von
Roland Grimm
aus Ellwangen a. d. Jagst

1983

UNIV.
LAUSANNE
BIBL.

Vergleichend-anatomische Untersuchung der abdominalen Muskulatur und der Gonoducte männlicher Ephemeroptera-Imagines (Insecta)

Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften
der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von
Roland Grimm
aus Ellwangen a. d. Jagst

1983

Tag der mündlichen Prüfung: 29. 9. 1983
Dekan: Professor Dr. K.-P. Hadeler
1. Berichterstatter: Professor Dr. K. G. Grell
2. Berichterstatter: Professor Dr. D. Ammermann

REFO-DRUCK HANS VOGLER TÜBINGEN

Inhaltsverzeichnis

	Seite
A. Einleitung	1
B. Material und Methoden	3
C. Ergebnisse	6
I. Äußere Morphologie der Abdomensegmente	6
II. Muskulatur der Abdomensegmente	9
1. Die Muskulatur von Campsurus sp.	12
2. Die Muskulatur von Palingenia longicauda Olivier	14
3. Die Muskulatur von Potamanthus luteus L.	18
4. Die Muskulatur von Dolania americana Edmunds & Traver	22
5. Die Muskulatur von Hexagenia limbata occulta Walker und Ephemera danica Müller	24
6. Die Muskulatur von Siphlonurus aestivalis Eaton und Siphlonurus alternatus Say	26
7. Die Muskulatur von Oligoneuriella rhenana Imhoff	31
8. Die Muskulatur von Isonychia sp.	37
9. Die Muskulatur von Siphloplecton speciosum Traver	40
10. Die Muskulatur von Rhithrogena semicolorata Curtis und Ecdyonurus torrentis Kimmins . .	42
11. Die Muskulatur von Centroptilum luteolum Müller, Cloeon dipterum L. und Callibaetis floridanus Banks	44
12. Die Muskulatur von Leptophlebia cupida Say und Habroleptoides modesta Hagen	47
13. Die Muskulatur von Ephemerella major Klap.	50
III. Die männlichen Ausleitungsgänge	54
1. Rhithrogena semicolorata Curtis	54
2. Ecdyonurus torrentis Kimmins, Stenonema vicarium Walker und Stenacron coralina Banks	56

UNIV. LEIDEN BIBL.

Seite

3. Epeorus vitreus Walker, Epeorus sylvicola Pictet und Pseudiron sp. 60
4. Siphlonurus occidentalis Eaton, Siphlonurus alternatus Eaton, Ameletus inopinatus Eaton, Ameletus oregonensis Eaton und Isonychia rufa McDunnough 60
5. Siphlonurus aestivalis Eaton und Parameltus chelifer Bengtsson 60
6. Coloburiscoides munionga Tillyard 61
7. Siphloplecton speciosum Traver 61
8. Ametropus eatoni Brodsky 61
9. Oligoneuriella rhenana Imhoff 62
10. Habroleptoides modesta Hagen, Habrophlebia lauta Eaton, Leptophlebia vespertina L., Leptophlebia cupida Say und Thraulodes sp. 62
11. Cloeon dipterum L. und Centroptilum luteolum Müller 65
12. Baetis rhodani Pictet, Baetis muticus L. und Callibaetis floridanus Banks 67
13. Ephemerella major Klapalek und Ephemerella ignata Poda 67
14. Tricorythodes minutus Traver und Tricorythodes sp. 67
15. Caenis 69
16. Baetisca rogersi Berner 69
17. Neoephemera youngi Berner 69
18. Ephoron album Say 70
19. Dolania americana Edmunds & Traver 70
20. Palingenia longicauda Olivier 70
21. Potamanthus luteus L. & Potamanthus myops Walsh 70
22. Ephemera danica Müller 71
23. Hexagenia limbata occulta Walker und Hexagenia bilineata Say 71

IV. Ultrastrukturelle Untersuchungen an Spermatozoen von Siphlonurus aestivalis Eaton und Habrophlebia lauta Eaton 71

Seite

D. Auswertung der Ergebnisse und Diskussion 74

I. Äußere Morphologie der Abdomensegmente 74

II. Muskulatur der Abdomensegmente 77

1. Muskulatur des VII. Abdomensegments 79

2. Muskulatur des VIII. Abdomensegments 81

3. Muskulatur des IX. Abdomensegments 81

4. Muskulatur des X. und XI. Abdomensegments . 85

III. Die männlichen Ausleitungsgänge 90

1. Verschmelzungstendenzen bei den männlichen Gonoducten 90

2. Der Ductus ejaculatorius 92

3. Die Vasa deferentia 93

4. Die Eigenmuskulatur der Gonoducte 94

IV. Möglichkeiten der Spermaauspressung 96

E. Zusammenfassung 100

Verzeichnis der Abkürzungen 102

Literatur 103

A. Einleitung

Die Ephemeroptera gehören innerhalb der Insecta zu den Gruppen, bei denen flüssiges Sperma übertragen wird (GHILAROV 1961, SCHLEE 1969), im Gegensatz zur Übertragung mittels Spermatophoren. Dazu besitzen einige Gruppen sogenannte Spermapumpen. Solche wurden unter anderem bei den Plecoptera (BRINCK & FROEHLICH 1960), Thysanoptera (KLOCKE 1926), Psylliformes (SCHLEE 1969), Aphaniptera (GÜNTER 1961), Mecoptera (GRELL 1942, MICKOLEIT 1971) und Diptera (NEUMANN 1958) festgestellt.

Vertreter der Ephemeroptera, nämlich Rhithrogena semicolorata Curtis und Cloeon sp., untersuchte erstmals SCHLEE (1969) in Hinsicht auf den Spermatransfer. Während bei diesen beiden Arten keine Spermapumpe gefunden wurde, stellte GRIMM (1977) eine solche bei Habrophlebia lauta Eaton fest. Die dabei offenbar gewordene Verschiedenheit der Gonoducte in der Wandstruktur und in der Gestaltung, wies auf eine Spezialisierung innerhalb der Ephemeroptera hin. Dies war der Anlaß, vergleichende Untersuchungen an Vertretern möglichst vieler Familien durchzuführen, um so einen Überblick über die Gestaltung der Gonoducte bei den männlichen Imagines der Ephemeroptera zu erhalten.

Da für den Spermatransport und Spermatransfer jedoch nicht immer nur die Eigenmuskulatur der Ausleitungsgänge verantwortlich ist (LEVY 1948, BRINCK & FROEHLICH 1960), wurde auch die abdominale Muskulatur vergleichend-anatomisch untersucht.

Genauere Angaben über die Muskulatur der praegenitalen Abdomensegmente einiger Ephemeroptera finden wir erstmals bei DÜRKEN (1907). Diese Kenntnisse wurden durch BRINCK (1957), GRANDI (1962) und BIRKET-SMITH (1971) erweitert, der eine ausführliche Beschreibung der gesamten Abdominalmuskulatur von Povilla adusta Navas gab. Die Muskulatur der männlichen Genitalanhänge wurden von BIRKET-SMITH (1971), BRINCK (1957), GRANDI (1960 a, b, 1964), LEVY (1948) und SNODGRASS (1936, 1957) untersucht.

Erste anatomisch-histologische Angaben über die männlichen Ausleitungsgänge der Ephemeroptera sind bei JOLY (1877), PALMÉN (1884), HEINER (1915) und DRENKELFORT (1910) zu finden. Eine ausführliche Beschreibung der inneren männlichen Genitalien, einschließlich ihrer Histologie, gaben NEEDHAM, TRAVER & HSU (1935). Diese Beschreibung basiert auf Untersuchungen an einem Vertreter der Gattung Stenonema. LEVY (1948) studierte die männlichen Ausleitungsgänge von Hexagenia limbata occulta (Walker) und verglich sie mit denen von sechs weiteren Arten. Weitere Angaben folgten bei BRINCK (1957), der sich vor allem mit den Fortpflanzungsorganen und dem Paarungsverhalten der Ephemeroptera befaßte und bei WISLEY (1965). QADRI (1940) berücksichtigte in seiner Untersuchung über die Entwicklung der Genitalien und ihrer Ausleitungsgänge bei den orthopteroiden Insekten auch die Ephemeroptera. Die Entwicklung der inneren männlichen Reproduktionsorgane stand auch bei SOLDÁN (1979a) im Vordergrund. Untersuchungen, die auf Möglichkeiten der Spermaübertragung ausgerichtet waren, führten SCHLEE (1969) und GRIMM (1977) durch.

Herrn Prof. Dr. K.G. GRELL (Zool. Inst. Tübingen) danke ich für die Genehmigung des Themas und die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes, Den Herren Dr. M. BAEHR (München) und Dr. W. RÄHLE (Tübingen) sei für Kritik und sachlichen Rat und Herrn Dr. G. MICKOLEIT (Tübingen) für die kritische Durchsicht des Manuskripts gedankt. Für die Überlassung wertvollen Materials möchte ich auch an dieser Stelle folgenden Damen und Herren meinen herzlichen Dank aussprechen: Dr. N.W. BRITT (Columbus), Dr. J.E. BRITTAIN (Oslo), Dr. I. CAMPBELL (Caulfield), Dr. G.F. EDMUNDS JR. (Salt Lake City), W.S. ETTINGER (Pottstown), Dr. W. FLOWERS (Tallahassee), Dr. C.R. FREMLING (Winona), C.L. GODINHO (Rio de Janeiro), Dr. T. JADŻDŻEWSKA (Lódź), Dr. C.F. JENSEN (Åarhus), Dr. B. KONDRATIEFF (Blacksburg), Dr. V. LANDA (Prag), Dr. D.M. LEHMKUHL (Saskatoon), Dr. W.P. McCAFFERTY (West Lafayette), Dr. W.L. PETERS (Tallahasse), Dr. V. PUTHZ (Schlitz), Dr. O. SÖDERSTRÖM (Umeå). Außerdem sei all denjenigen gedankt, die mir bei der Material-

beschaffung durch Vermittlung von Adressen etc. behilflich waren. Herrn Prof. Dr. C.F. BARDELE (Tübingen) bin ich für die Möglichkeit zu Dank verpflichtet, ultrastrukturelle Untersuchungen an Ephemeropteren-Spermatozoen durchzuführen.

B. Material und Methoden

Folgende Arten wurden untersucht:

Siphlonuridae
  Siphlonurinae
    Siphlonurus aestivalis (Eaton)
    Siphlonurus alternatus Say
    Siphlonurus occidentalis (Eaton)
    Ameletus inopinatus Eaton
    Ameletus oregonensis Eaton
    Parameletus chelifer Bengtsson
Metretopodidae
    Siphloplecton speciosum Traver
Ametropodidae
    Ametropus eatoni Brodsky
Baetidae
    Baetis rhodani (Pictet)
    Baetis muticus Linnaeus
    Callibaetis floridanus Banks
    Centroptilum luteolum (Müller)
    Cloeon dipterum (Linnaeus)
Oligoneuriidae
  Oligoneuriinae
    Oligoneuriella rhenana (Imhoff)
  Isonychiinae
    Isonychia rufa McDunnough
    Isonychia sp.
  Coloburiscinae
    Coloburiscoides munionga (Tillyard)

Heptageniidae
  Heptageniinae
    Epeorus sylvicola Pictet
    Epeorus vitreus (Walker)
    Ecdyonurus torrentis Kimmins
    Rhithrogena semicolorata (Curtis)
    Stenacron coralina (Banks)
    Stenonema vicarium (Walker)
  Pseudironinae
    Pseudiron sp.
Leptophlebiidae
    Leptophlebia vespertina (Linnaeus)
    Leptophlebia cupida (Say)
    Habroleptoides modesta (Hagen)
    Habrophlebia lauta Eaton
    Thraulodes sp.
Ephemerellidae
  Ephemerellinae
    Ephemerella ignata (Poda)
    Ephemerella major (Klapalek)
Tricorythidae
  Leptohyphinae
    Tricorythodes minutus Traver
    Tricorythodes sp.
Neoephemeridae
    Neoephemera youngi Berner
Caenidae
    Caenis macrura Stephens
    Caenis horaria (Linnaeus)
    Caenis rivulorum Eaton
Baetiscidae
    Baetisca rogersi Berner
Behningiidae
    Dolania americana Edmunds & Traver
Potamanthidae
    Potamanthus luteus (Linnaeus)
    Potamanthus myops (Walsh)

Ephemeridae
  Ephemerinae
    Ephemera danica Müller
    Hexagenia bilineata (Say)
    Hexagenia limbata occulta Walker
Palingeniidae
  Palingeniinae
    Palingenia longicauda (Olivier)
Polymitarcidae
  Polymitarcinae
    Ephoron album (Say)
  Campsurinae
    Campsurus sp.

Die Untersuchung erfolgte durch manuelle Präparation unter dem Stereomikroskop, wozu die Tiere manchmal vorher mit Borax-Carmin angefärbt wurden, und durch Rekonstruktion von Serienschnitten. Vor dem Schneiden wurde das Abdomen abgetrennt, entwässert und schließlich in Paraplast eingebettet. Die Schnittdicke betrug 3 - 5 µm. Gefärbt wurde in Hämalaun nach MAYER bzw. Hämatoxylin nach DELAFIELD und Eosin sowie in Azan nach HEIDENHAIN. Bei der manuellen Präparation zur Untersuchung der Muskulatur wurde das Abdomen halbiert und danach Tracheen, Darm, Fettkörper usw. entfernt. Zur Anfertigung der Zeichnungen wurde eine Netzstrichplatte verwendet.

Zur ultrastrukturellen Untersuchung der Spermatozoen wurden die Tiere in 3%-igem Serra Glutaraldehyd in 0,1 M Kakodylatpuffer bei einem pH-Wert von 7,3 fixiert. Bei S. aestivalis wurden dazu die hinteren Abdomensegmente abgetrennt, während bei H. lauta die ganzen Tiere fixiert wurden. Die Fixierzeit betrug 30 bis 40 Minuten. Danach wurde das Material in 0,1 M Kakodylatpuffer aufbewahrt. Vor dem Nachfixieren in 2%-igem OsO_4 in 0,1 M Kakodylatpuffer bei pH 7,3 wurden die Vasa deferentia herauspräpariert und nach dem Entwässern in Epon eingebettet. Die Schnitte wurden mit einem LKB Bromma Ultramicrotomsystem 2128 hergestellt, mit Uranylacetat und Bleicitrat nachkontrastiert und mit einem Siemens Elmiskop 102 untersucht.

C. Ergebnisse

I. Äußere Morphologie der Abdomensegmente

Die praegenitalen Abdomensegmente bestehen aus Tergum und Sternum, die lateral durch eine in der Regel schmale Membran miteinander verbunden sind. Bei Campsurus und Palingenia ist diese Membran in den Segmenten II bis VII als breite Pleuralfläche ausgebildet. Diese ist auch bei Ephoron und Potamanthus vorhanden, aber wesentlich schwächer ausgebildet und fehlt vom VIII. Segment ab.

Auch bei den Genital- und Postgenitalsegmenten treten Unterschiede auf. Die äußeren männlichen Genitalien bestehen nach MATSUDA (1976) aus den paarigen, medianen Penes (Pen, Abb. 1) und den lateralen "claspers". Diese setzen sich aus den distalen Styli (Sty, Abb. 1) und einer proximalen Platte zusammen (Gc, Abb. 1), die am caudalen Rand des IX. Sternum ansetzt und ein Verschmelzungsprodukt der beiden Gonocoxite (Coxopodite bei SNODGRASS 1936, 1957) des IX. Segments ist. Die Gonocoxite können jedoch auch noch vollständig getrennt oder nur teilweise (Abb. 1) vereinigt sein. Während BRINCK (1957) dieses Verschmelzungsprodukt als "styliger" bezeichnet, versteht MATSUDA (1976) darunter eine, bei manchen Ephemeroptera vorkommende, sich vom Rest der Gonocoxite abhebende Anschwellung, an welcher der Stylus inseriert und die den Stylusmuskel beinhaltet. Einzig bei Campsurus sp. artikulieren die zweigliedrigen Styli direkt am Sternum IX (Abb. 2). Die Styli dienen zum Festhalten des ♀ während der Begattung und sind maximal sechsgliedrig (VÉRRIER & BRINCK 1970).

Charakteristisch für die Ephemeroptera ist nach SNODGRASS (1936, 1957) auch das Vorhandensein von paarigen Penes, die jedoch sehr verschiedenartig aussehen können und manchmal vollständig miteinander verschmolzen sind oder sogar fehlen. Nach SNODGRASS (1957) werden die Penes (Pen, Abb. 1) von zwei Platten oder nur von einer Platte in der Membran zwischen dem Sternum IX und den Paraprocta getragen. Diese Platte kann als Penisarm (Pa, Abb. 3) ausgebildet sein (BRINCK 1957), der

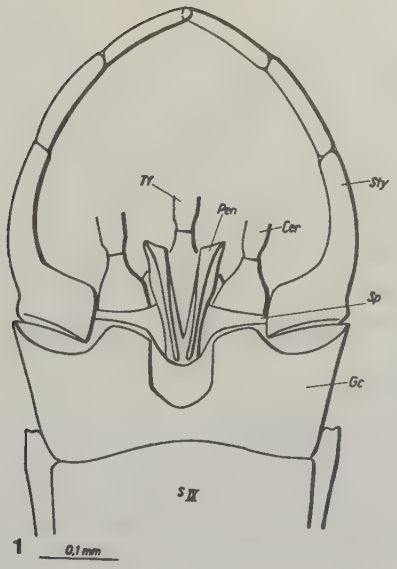


Abb. 1: Habrophlebia lauta. Ventralansicht der männlichen Genitalsegmente.

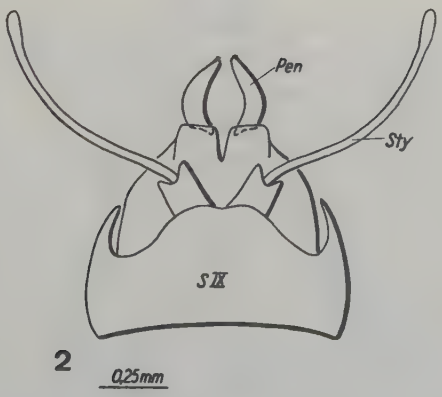


Abb. 2: Campsurus sp. Ventralansicht der männlichen Genitalsegmente.

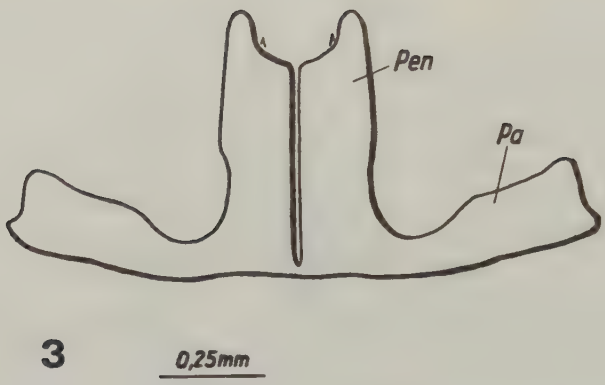


Abb. 3: Ephemera danica. Dorsalansicht von Penis und Penisarm.

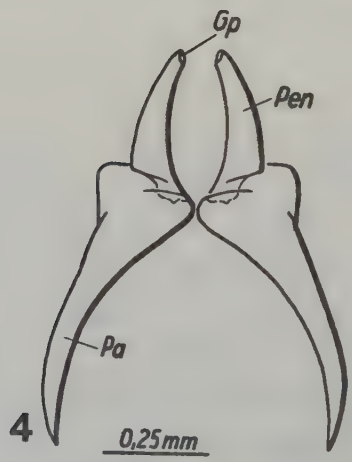


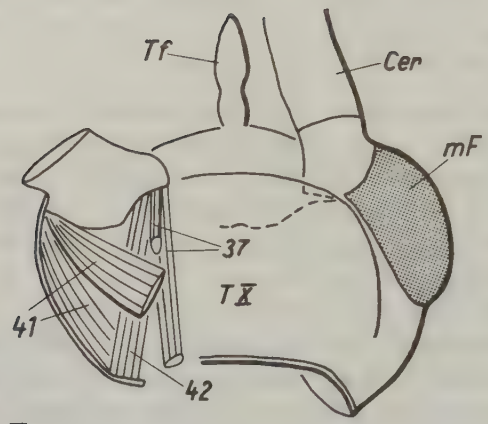
Abb. 4: Campsurus sp. Dorsalansicht von Penis und Penisarm.

lateral mit dem Sternum IX in Verbindung steht. Penis und Penisplatte sind in der Regel miteinander verschmolzen. Eine Ausnahme macht nur Campsurus sp. Hier ist der Penis mit der Penisplatte gelenkig verbunden (Abb. 4).

Die postgenitalen Segmente bilden einen teilweise verschmolzenen Komplex. An das deutlich erhaltene Tergum X (T X, Abb. 5, 7) schließen sich ventral, wie MATSUDA (1976) zeigt, die Subanalplatten (Sp, Abb. 8; Paraprocte bei BRINCK 1957 und SNODGRASS 1957) an, die den Anus umgeben. Mediocaudal setzen an diesen Komplex das Tergum XI (T XI, Abb. 7; Epiprocte bei BRINCK 1957) und lateral davon die Cerci (Cer, Abb. 5, 7) an. Bei Campsurus, Ephoron, Palingenia und Oligoneuriella hat das Tergum X einen breiten lateralen Anteil. Dieser ist bei Campsurus nur im cranialen Drittel vollständig ausgebildet (Abb. 5, 6) und setzt sich ventral, caudad als schmale Spange entlang der Subanalplatte fort (Abb. 6). Der übrige Teil der lateralen Fläche ist membranös (mF, Abb. 5, 6) und erinnert stark an die Pleuralfläche der Segmente II bis VII.

II. Muskulatur der Abdomensegmente

Im Folgenden wird die praegenitale, genitale und postgenitale Muskulatur von 18 Gattungen verglichen, die 12 Familien angehören. Die Muskeln, die zur Aufhängung des Rectums dienen, wurden nicht berücksichtigt. Auf eine Benennung der Muskeln wurde zugunsten einer fortlaufenden Numerierung verzichtet. Vermutlich homologe Muskeln erhielten gleiche Zahlen. Eine Lücke in der fortlaufenden Numerierung der Muskulatur einer Art bedeutet folglich, daß bei dieser ein bei anderen Ephemeroptera gefundener Muskel fehlt. Angaben wie "unter, über, verdeckt" beziehen sich immer auf die Betrachtung von innen nach außen. Soweit nicht anders erwähnt, handelt es sich auch immer um paarig angelegte, d. h. in beiden Segmenthälften vorhandene Muskeln.



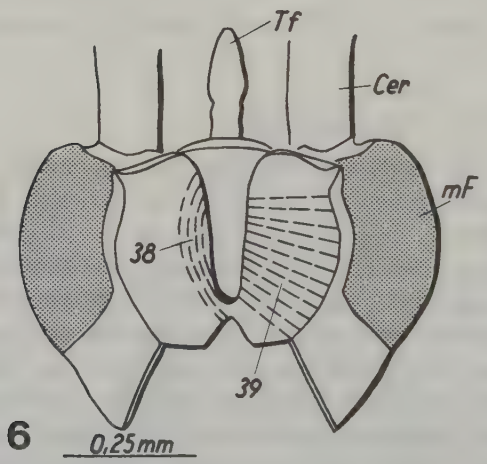
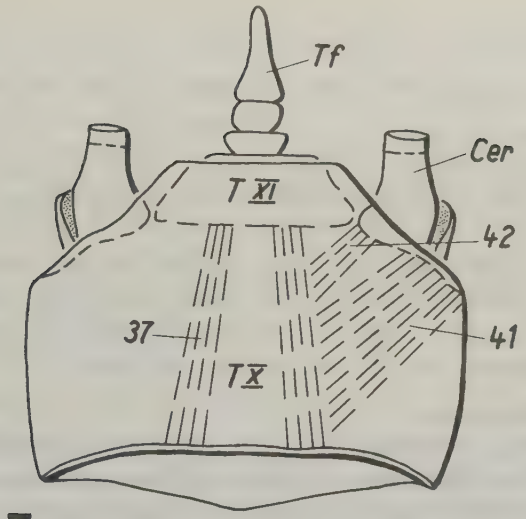
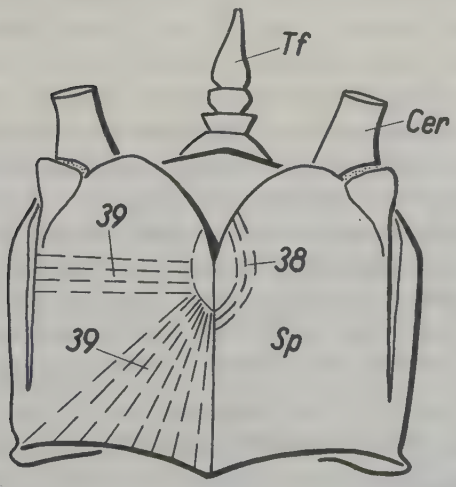


Abb. 5 u. 6: Campsurus sp. Abb. 5: Dorsalansicht der postgenitalen Segmente; links sind das Tergum X und die Pleuralfläche teilweise entfernt. Abb. 6: Ventralansicht der postgenitalen Segmente.



7 0,5mm



8

Abb. 7 u. 8: Siphlonurus aestivalis. Abb. 7:Dorsalansicht der postgenitalen Segmente. Abb. 8: Ventralansicht der postgenitalen Segmente.

1. Die Muskulatur von Campsurus sp.

a) Muskulatur des VII. Abdomensegments

Tergale Längsmuskeln

M1 ist ein sehr breiter Muskel, der vom cranialen Rand des Tergum zum cranialen Rand des folgenden Tergum zieht (Abb. 9).

M3 beginnt ungefähr hinter der Hälfte des Segments (Abb. 9) lateral am Tergum und zieht, leicht konvergierend, schräg zum craniolateralen Rand des folgenden Tergum. Die craniale Hälfte des M3 wird von M1 verdeckt.

Sternale Längsmuskeln

M5 stellt wie sein dorsales Gegenstück ebenfalls ein sehr breites Muskelband dar (Abb. 9) und zieht vom cranialen Rand des Sternum zum cranialen Rand des folgenden Sternum.

Tergosternalmuskeln

M8 beginnt kurz hinter dem craniolateralen Rand des Tergum, dorsal von M10 (Abb. 9) und zieht schräg zum craniolateralen Rand des folgenden Sternum.

M9 verbindet Tergum und Sternum in den caudalen zwei Dritteln bis drei Vierteln des Segments und wird durch einen mehr oder weniger deutlichen Spalt in einen frontalen und einen caudalen Teil gegliedert (Abb. 9).

M10 beginnt unmittelbar vor dem Stigma (Abb. 9) an der craniolateralen Ecke des Sternum und zieht zur craniolateralen Ecke des Tergum.

M11 ist ein sehr kräftiger Muskel, der vom ventrocranialen Bereich der Pleuralfalte schräg zu ihrem dorsocaudalen zieht (Abb. 9).

b) Muskulatur des VIII. Abdomensegments

Tergale Längsmuskeln

M12 und M14 entsprechen M1 und M3 (Abb. 9).

Sternale Längsmuskeln

M16 entspricht M5 (Abb. 9).

Tergosternalmuskeln

M19 entspricht M8 (Abb. 9), beginnt jedoch erst nach ca. einem Viertel des Segments.

M20 ist ein einheitlicher Muskel, dessen dorsoventral gerichteten Fasern caudal vom Stigma beginnen und ohne Unterbrechung bis zum Segmentende vorhanden sind (Abb. 9). Die Muskelfasern sind nur noch halb so lang wie bei M8, da durch den Wegfall der Pleuralfalte die lateralen Ränder von Tergum und Sternum einander näher gerückt sind.

M21 entspricht M10 (Abb. 9).

c) Muskulatur des IX. Abdomensegments

Tergale Längsmuskeln

M22 entspricht M1 (Abb. 9), konvergiert caudad jedoch wesentlich stärker als in den vorhergehenden Segmenten.

M24 beginnt im caudalen Viertel des Segments am lateralen Rand des Tergum IX und zieht zum craniolateralen Rand des Tergum X (Abb. 9).

Sternale Längsmuskeln

M26 zieht vom cranialen Rand des Sternum IX schräg dorsad zum cranialen Rand der Subanalplatte (Abb. 9).

M30 ist ein flächig ausgebildeter Muskel (Abb. 9), der, sowohl vom cranialen als auch vom lateralen Rand des Sternum IX ausgehend, zum cranialen Rand des Penisarms zieht. Einige Fasern des medialen Teils von M30 ziehen vermutlich zum Basalglied der Styli. Dies konnte jedoch nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

Tergosternalmuskeln

M31 verbindet Tergum und Sternum. Die parallel verlaufenden Muskelfasern sind leicht caudad geneigt (Abb. 9). In der cranialen Hälfte sind sie ungefähr doppelt so lang wie in der caudalen Hälfte.

M32 entspricht M21 (Abb. 9).

M33 ist ein kräftiger Muskel, der von M24 verdeckt wird und die ventrocaudale Ecke des Tergum IX mit dem Penisarm verbindet.

Penismuskel

M34 ist ein kräftiger, gestreckter Muskel, der am cranialen Rand des Penisarms (Gonocoxa, Pa, Abb. 9) beginnt und an der Basis des Penis (Pen, Abb. 9) inseriert.

d) Muskulatur des X. und XI. Abdomensegments

M37 besteht aus zwei schmalen Muskelsträngen (Abb. 5), wovon der eine vom cranialen Rand des Tergum X zur dorsomedianen Cercusbasis zieht. Der andere Teil ist viel kürzer und beginnt erst im caudalen Drittel am Tergum X. Er inseriert ebenfalls an der dorsomedianen Cercusbasis.

M38 ist von halbmondförmiger Gestalt und verbindet den cranialen Rand der Subanalplatte mit dem caudalen Rand derselben (Abb. 6).

M39 bedeckt die Subanalplatte und zieht vom ventralen Rand des Tergum X zum Anus. Die Insertionsstelle liegt ventral von M38 (Abb. 6).

M41 hat seinen Ursprung am craniolateralen Rand des Tergum X und inseriert an der lateralen Cercusbasis. M41 ist insgesamt ein breiter Muskel, der sich in zwei Teile gliedert (Abb. 5).

M42 beginnt lateral von M37 am cranialen Rand des Tergum X und zieht zur medianen Cercusbasis, wo er ventral von M37 inseriert (Abb. 5).

M43 verbindet den ventralen Rand von Tergum XI mit dessen dorsalen Rand (Abb. 9).

M44 ist ein in der Cercusbasis befindlicher Dorsoventral-Muskel.

2. Die Muskulatur von Palingenia longicauda Olivier

a) Muskulatur des VII. Abdominalsegments

Tergale Längsmuskeln

M1 ist ein breiter, flächiger Muskel, der vom cranialen Rand des Tergum zum cranialen Rand des folgenden Tergum zieht (Abb. 10). Die frontale Ursprungsfläche ist breiter als die caudale Insertionsfläche, d. h. der Muskel konvergiert caudad.

M2 ist nur etwa halb so breit wie M1 und zieht ebenfalls vom cranialen Rand des Tergum zum cranialen Rand des folgenden

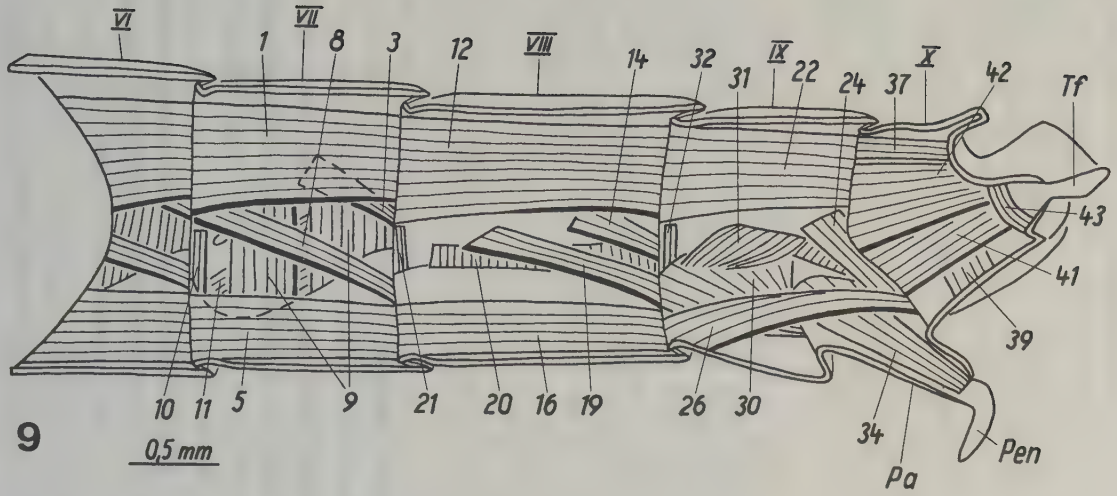


Abb. 9: Campsurus sp. Medianansicht des Abdomenendes.

Tergum (Abb. 10). M2 liegt dorsal von M1 und nimmt vor allem die dorsale Fläche des Tergum ein. Frontal wird M2 nahezu vollständig von M1 verdeckt. Caudad wird er allmählich immer mehr sichtbar und an der Insertionsstelle ist ungefähr die Hälfte des Muskelbandes zu erkennen (Abb. 10).

M3 (Abb. 10) entspricht den Angaben bei Campsurus.

Sternale Längsmuskeln

M5 ist das ventrale Gegenstück zu M1 und zieht vom cranialen Rand des Sternum zum cranialen Rand des folgenden Sternum (Abb. 10).

M6 nimmt die ventrale Fläche des Sternum ein und ist nur etwa halb so breit wie M5. M6 beginnt kurz hinter dem cranialen Rand des Sternum und zieht, parallel zu M5 verlaufend, zum cranialen Rand des folgenden Sternum (Abb. 8).

M7 ist ein äußerst schmaler Muskel nahe der ventralen Mittellinie, der erst nach ca. einem Drittel des Segments beginnt und parallel zu M6 verlaufend zum cranialen Rand des folgenden Sternum zieht.

Tergosternalmuskeln:

M8, M9, M10 und M11 (Abb. 10, 11) entsprechen den Angaben bei Campsurus.

b) Muskulatur des VIII. Abdomensegments

Tergale Längsmuskeln

M12 und M13 (Abb. 10) entsprechen M1 und M2.

M14 beginnt ungefähr hinter der Hälfte des Segments lateral am Tergum (Abb. 10) und zieht zum craniolateralen Rand des folgenden Tergum.

M15 verläuft nahezu parallel zu M14 und wird teilweise von diesem überdeckt. M15 hat seinen Ursprung und seinen Ansatzpunkt unter bzw. neben deren von M14 (Abb. 10).

Sternale Längsmuskeln

M16, M17 und M18 (Abb. 10) entsprechen M5, M6 und M7.

Tergosternalmuskeln

M19, M20 und M21 (Abb. 10) entsprechen den Angaben bei Campsurus.

c) Muskulatur des IX. Abdomensegments

Tergale Längsmuskeln

M22 und M23 (Abb. 10) entsprechen M1 und M2.

M24 und M25 (Abb. 10) entsprechen M15 und M16.

Sternale Längsmuskeln

M26 beginnt am cranialen Rand des Sternum IX und zieht schräg dorsad zum cranialen Rand der Subanalplatte (Abb. 10).

M27 verhält sich wie M26 und verläuft parallel zu diesem. Der Ursprung ist jedoch etwas hinter den cranialen Rand des Sternum IX verschoben (Abb. 10).

M28 ist ein breiter, flächiger, unpaarer Muskel, der fast die ganze Ventralfläche des Sternum einnimmt. Er beginnt hinter bzw. seitlich von M26 und M27 und zieht zur Styligerbasis (Abb. 10).

M30 ist ein kräftiger Muskel, der am lateralen Rand des Sternum entspringt und schräg zur Penisbasis zieht (Abb.10).

Tergosternalmuskeln

M29 (Abb. 10) entspringt unmittelbar hinter M32 lateral am Tergum und inseriert am cranialen Rand der Subanalplatte.

M31 verbindet Tergum und Sternum (Abb. 10). Die parallel verlaufenden Muskelfasern beginnen ungefähr nach einem Drittel des Segments und gehen bis zum Segmentende.

M32 (Abb. 10) entspricht den Angaben bei Campsurus.

M33 verbindet wie bei Campsurus die ventrocaudale Ecke des Tergum IX mit der Penisbasis, ist jedoch viel schwächer ausgebildet.

Penismuskel

M34 beginnt in der Verlängerung von M32 an der Penisbasis (Abb. 10) und durchzieht das basale Drittel des Penis.

Stylusmuskel

M36 zieht vom Styliger zum Basalglied des Stylus.

d) Muskulatur des X. und XI. Abdomensegments

M37 ist ein kräftiger Muskel, der am cranialen Rand des Tergum X bzw. etwas caudad davon beginnt (Abb. 10) und zum Tergum XI zieht.

M38, M39, M43 und M44 entsprechen den Angaben bei Campsurus.

M41 ist ein kräftiger, flächiger Muskel, der die ganze Lateralfläche des Tergum X einnimmt. Er beginnt am craniolateralen Rand des Tergum X bzw. dorsal am Tergum X (Abb. 12) und zieht zum lateralen Teil der Cercusbasis.

M42 ist ein breiter, kräftiger Muskel, der medial von M41 liegt (Abb. 10), am cranialen Rand des Tergum X beginnt und zu medianen Cercusbasis zieht.

3. Die Muskulatur von Potamanthus luteus Linnaeus.

a) Muskulatur des VII. Abdomensegments

Tergale Längsmuskeln

M1 (Abb. 13) entspricht den Angaben bei Palingenia.

M2 entspricht den Angaben bei Palingenia, entspringt aber nicht am cranialen Rand des Tergum, sondern etwas caudal davon (Abb. 13).

M3 beginnt ungefähr hinter der Hälfte des Segments und zieht, sich leicht verbreiternd, zum cranialen Rand des folgenden Tergum (Abb. 13). Die dorsale Hälfte des M3 wird von M4 verdeckt.

M4 ist ein schmaler, langestreckter Muskel, der etwa hinter dem ersten Viertel des Segments beginnt (Abb. 13) und ebenfalls zum craniolateralen Rand des folgenden Tergum zieht. Der Ursprung des M4 wird von M1 bedeckt.

Sternale Längsmuskeln

M5 (Abb. 13) entspricht den Angaben bei Palingenia.

M6 entspricht den Angaben bei Palingenia, der Ursprung ist jedoch wie bei seinem dorsalen Gegenstück etwas caudad verschoben (Abb. 13).

M7 entspricht den Angaben bei Palingenia, durchzieht jedoch nur die caudale Hälfte des Segments (Abb. 13).

M8 beginnt kurz hinter dem craniolateralen Rand des Tergum und zieht zum craniolateralen Rand des folgenden Tergum (Abb. 13). M8 hat also keine Funktion als schräger Dorsoventral-Muskel.

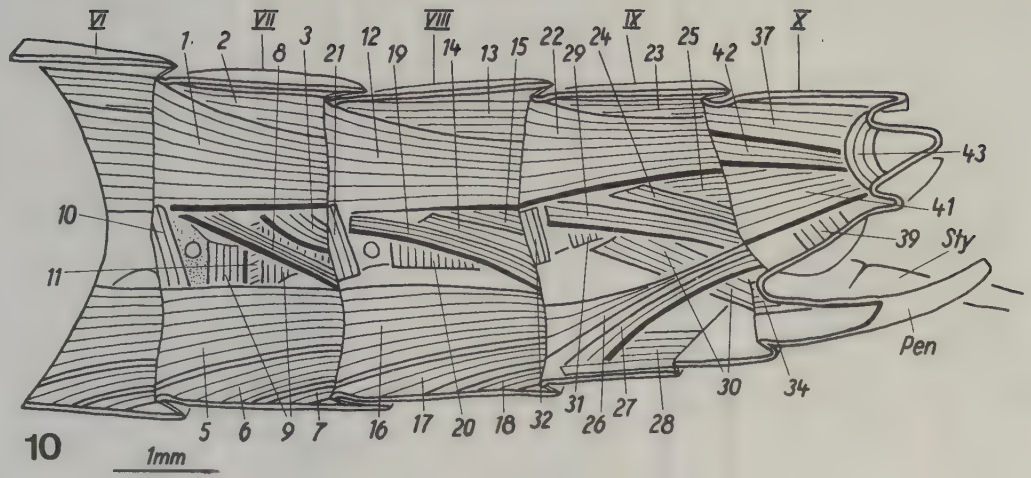
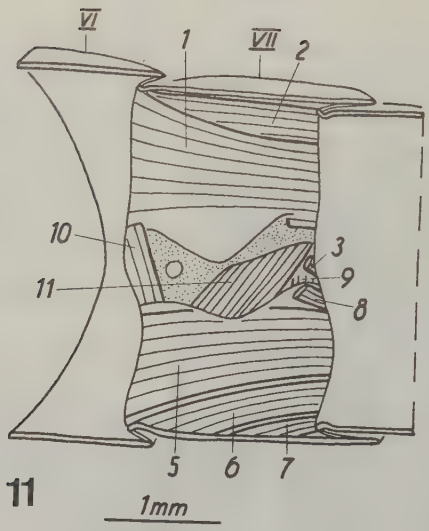


Abb. 10: Palingenia longicauda. Medianansicht des Abdomenendes.



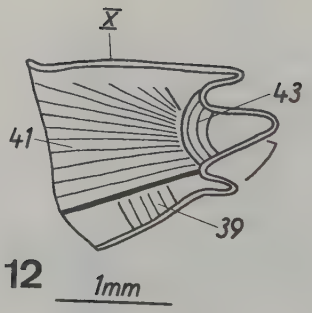


Abb. 11 u. 12: Palingenia longicauda. Abb. 11: Medianansicht des Segment VII; M1, M3, M8 und M9 teilweise entfernt. Abb. 12: Medianansicht der Segmente X und XI; M37 und M42 entfernt.

Tergosternalmuskeln

M9 (Abb. 13) entspricht den Angaben bei Campsurus.

M10 (Abb. 13) entspricht den Angaben bei Campsurus, ist aber etwas breiter und kürzer.

M11 ist ein schwacher Muskel, der entlang der Naht in der Pleuralfalte liegt und lateral Tergum und Sternum verbindet (Abb. 13).

b) Muskulatur des VIII. Abdomensegments

M12, M13, M14, M15, M16, M17, M18, M19 und M21 (Abb. 13) entsprechen den Muskeln M1, M2, M3, M4, M5, M6, M7, M8 und M10.

M20 entspricht den Angaben bei Campsurus.

c) Muskulatur des IX. Abdomensegments

Tergale Längsmuskeln

M22 und M23 entsprechen den Angaben bei Palingenia, verlaufen aber in ihrem ganzen Bereich parallel zueinander (Abb. 13) und überdecken sich nirgends gegenseitig.

M24 und M25 sind ebenfalls wie bei Palingenia gestaltet, nur wird hier M24 von M25 teilweise verdeckt (Abb. 13).

Sternale Längsmuskeln

M27 fehlt bei P. luteus. Bei P. myops ist ein ziemlich schwacher M27 vorhanden.

M26 (Abb. 13) entspricht den Angaben bei Campsurus.

M28 hat seinen Ursprung caudal von M26 bzw. lateral von diesem am cranialen Rand des Sternum IX (Abb. 13) und inseriert an der Styligerbasis.

M30 (Abb. 13) entspricht den Angaben bei Palingenia.

Tergosternalmuskeln

M29 (Abb. 13) entspricht M8 und M19.

M31, M32 und M33 (Abb. 13) entsprechen den Angaben bei Palingenia.

Penismuskel

M34 entspringt nicht unmittelbar in Verlängerung von M32, sondern erst innerhalb des Penis und zieht von der Penisbasis ausgehend schräg dorsad zur dorsalen Wand des Penis (Abb. 13).

Stylusmuskel

M36 entspricht den Angaben bei Palingenia.

d) Muskulatur des X. und XI. Abdomensegments

M37 ist ein schmaler Muskel (Abb. 13), der vom cranialen Rand des Tergum X zum cranialen Rand des Tergum XI zieht.

M38, M39, M41, M42, M43 und M44 entsprechen den Angaben bei Palingenia.

4. Die Muskulatur von Dolania americana Edmunds & Traver.

a) Muskulatur des VII. Abdomensegments

Tergale Längsmuskeln

M1 (Abb. 14) entspricht den Angaben bei Campsurus.

M3 hat seinen Ursprung etwa hinter der Hälfte des Segments und zieht zum craniolateralen Rand des folgenden Tergum (Abb. 14).

M4 liegt dorsal von M3 (Abb. 14) und verläuft wie dieser. Beide Muskeln erweitern sich leicht in Richtung Insertio.

Sternale Längsmuskeln

M5 und M6 (Abb. 14) entsprechen den Angaben bei Potamanthus.

M8 entspricht den Angaben bei Campsurus.

Tergosternalmuskeln

M9, M10 und M11 (Abb. 14) entsprechen den Angaben bei Potamanthus.

b) Muskulatur des VIII. Abdomensegments

Tergale Längsmuskeln

M12, M14 und M15 (Abb. 14) entsprechen M1, M3 und M4.

M16, M17, M19, M20 und M21 (Abb. 14) entsprechen den Angaben bei Potamanthus.

c) Muskulatur des IX. Abdomensegments

Tergale Längsmuskeln

M22, M24 und M25 (Abb. 14) entsprechen M1, M3 und M4.

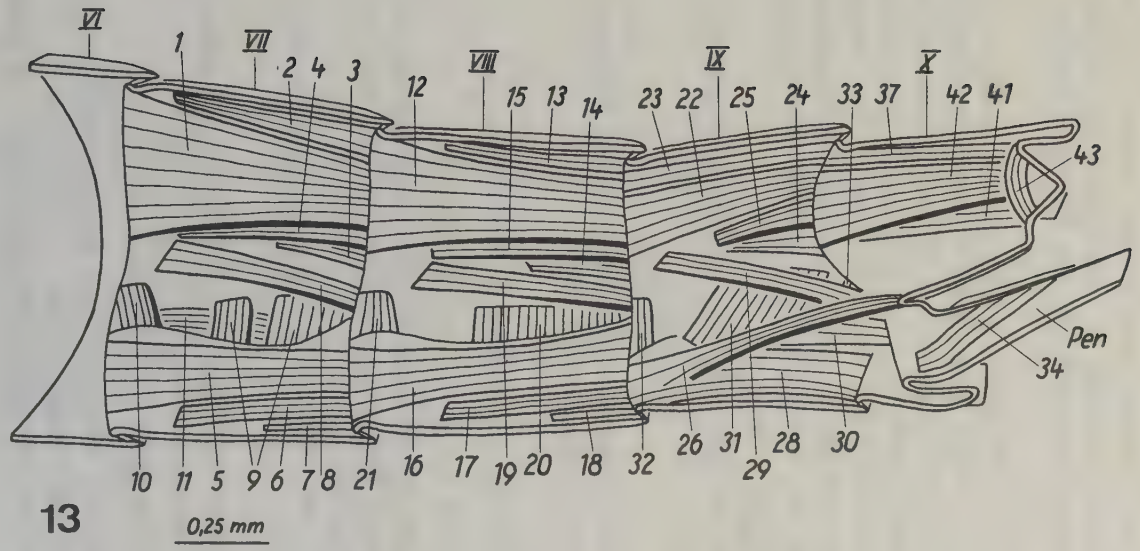


Abb. 13: Potamanthus luteus. Medianansicht des Abdomenendes.

Sternale Längsmuskeln

M26 ist ein breiter, bandförmiger Muskel (Abb. 14), der in Fortsetzung des M16 vom cranialen Rand des Sternum IX schräg dorsad zum cranialen Rand der Subanalplatte zieht.

M27 ist ein sehr schmaler Muskel, der parallel zu M26 verläuft und in seiner Gestalt den Muskeln M6 und M17 (Abb. 14) entspricht. Der Ursprung von M27 liegt nicht am cranialen Rand des Sternum, sondern hat sich etwas caudad verschoben.

M28 ist ein breiter, kräftiger Muskel, der vom craniolateralen Rand des Sternum (Abb. 14) zur Styligerbasis zieht.

M30 (Abb. 14) entspricht den Angaben bei Palingenia.

Tergosternalmuskeln

M29, M31, M32 und M33 (Abb. 14) entsprechen den Angaben bei Palingenia.

Penismuskel

M34 ist ein schwacher, dorsoventral orientierter Muskel im basalen Teil des Penis (Abb. 14).

Stylusmuskel

M36 entspricht den Angaben bei Palingenia.

d) Muskulatur des X. und XI. Abdomensegments

M37 entspringt erst hinter etwa einem Drittel des Segments am dorsalen Teil des Tergum X (Abb. 14) und zieht zur medianen Cercusbasis.

M38, M39, M41, M42, M43 und M44 entsprechen den Angaben bei Palingenia.

5. Die Muskulatur von Hexagenia limbata occulta Walker und Ephemera danica Müller.

a) Muskulatur des VIII. Abdomensegments

M12, M14, M15, M16, M17, M19, M20, M21 (Abb. 15, 16) sind wie bei Dolania ausgebildet.

M13 (Abb. 15, 16) entspricht den Angaben bei Potamanthus.

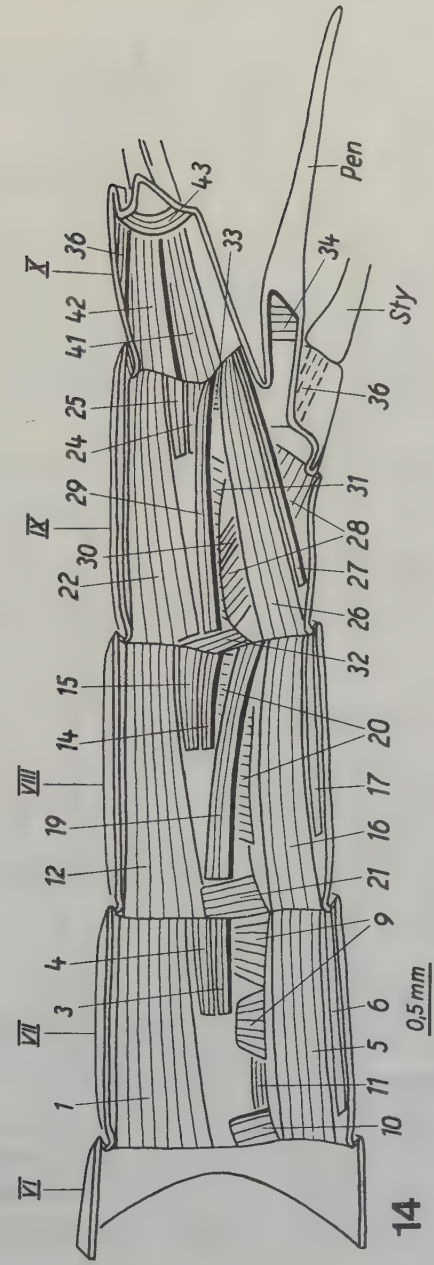


Abb. 14: Dolania americana. Medianansicht des Abdomenendes.

b) Muskulatur des IX. Abdomensegments

Tergale Längsmuskeln

M22, M23, M24 und M25 (Abb. 15, 16) entsprechen M12, M13, M14 und M15.

Sternale Längsmuskeln

M26 und M27 (Abb. 15, 16) entsprechen den Angaben bei Dolania.

M28 von Ephemera (Abb. 16) ist wie bei Dolania (Abb. 14) ausgebildet. M28 von Hexagenia (Abb. 15) ist ein flächiger Muskel im Bereich der ventralen Mittellinie, der etwa hinter einem Viertel des Sternum beginnt und zur Styligerbasis zieht.

M30 (Abb. 15, 16) entspricht den Angaben bei Palingenia.

Tergosternalmuskeln

M29, M31, M32 und M33 (Abb. 15, 16) entsprechen den Angaben bei Palingenia.

Penismuskel

M34 (Abb. 15) beginnt in Verlängerung von M30 an der Penisbasis und zieht ca. bis zur Penismitte. Bei Ephemera fehlt M34.

Stylusmuskel

M36 entspricht den Angaben bei Palingenia.

c) Muskulatur des X. und XI. Abdomensegments

Die Muskeln entsprechen den Angaben bei Palingenia.

6. Die Muskulatur von Siphlonurus aestivalis Eaton und Siphlonurus alternatus Say.

a) Muskulatur des VIII. Abdomensegments

Tergale Längsmuskeln

M12 ist ein breiter, flächiger Muskel, der caudad stark konvergiert (Abb. 17, 19, 20). Er wird durch die Trachee, die in das Stigma mündet, in einen breiteren dorsalen und einen schmäleren ventralen Teil gespalten (Abb. 17). Der dorsale Teil zieht vom cranialen Rand des Tergum zum cranialen Rand des folgenden Tergum. Der ventrale Teil beginnt unmittelbar hinter M21 und zieht ebenfalls zum cranialen Rand

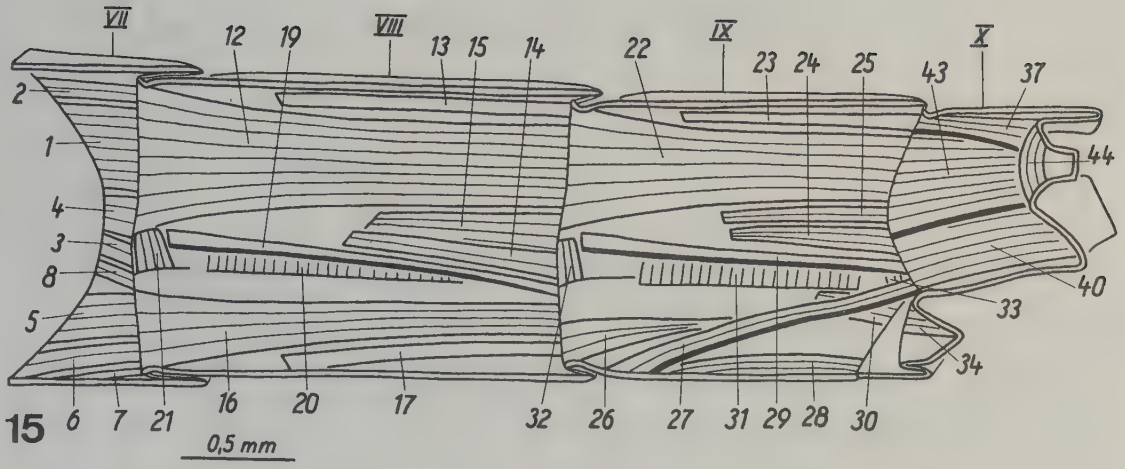


Abb. 15: Hexagenia limbata occulta. Medianansicht des Abdomenendes.

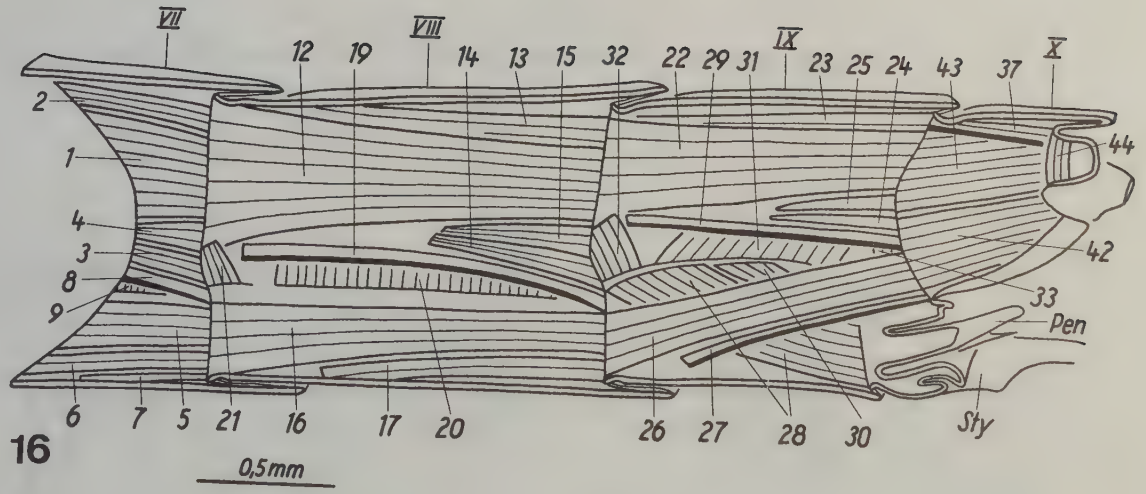


Abb. 16: Ephemera danica. Medianansicht des Abdomenendes.

des folgenden Tergum.

M13 ist nur etwa halb so breit wie M12, beginnt ungefähr hinter einem Drittel des Segments und zieht parallel zu M12 verlaufend zum cranialen Rand des folgenden Tergum (Abb. 17, 19, 20). M13 liegt dorsal von M12 und nimmt vor allem die dorsale Fläche des Tergum ein. M13 wird manchmal etwas von M12 verdeckt.

M14 beginnt erst im letzten Drittel des Segments am lateralen Teil des Tergum und inseriert am craniolateralen Rand des folgenden Tergum (Abb. 17, 19, 20).

M15 liegt dorsal vom M14 und verläuft parallel zu diesem ebenfalls zum craniolateralen Rand des folgenden Tergum (Abb. 17, 19, 20). Sowohl M14 als auch M15 verbreitern sich caudad leicht. Die Insertionsstellen der beiden Muskeln liegen meist weiter auseinander als die Ursprungsstellen.

Sternale Längsmuskeln

M16 ist nur etwa halb so breit wie sein dorsales Gegenstück M12, beginnt am cranialen Rand des Sternum und zieht, sich konvergierend, zum cranialen Rand des folgenden Sternum (Abb. 17, 18, 20).

M17 beginnt frontal ungefähr hinter einem Viertel des Sternum und zieht parallel zu M16 verlaufend zum cranialen Rand des folgenden Sternum (Abb. 17, 18, 20). M17 ist nahezu so breit wie M16 und nimmt die ventrale Fläche des Sternum ein.

M18 ist ein ziemlich schmaler Muskel. Er durchzieht nur das letzte Drittel des Segments nahe der ventralen Mittellinie, parallel zu M17 (Abb. 17, 18, 20).

Tergosternalmuskeln

M19 hat seinen Ursprung ventral von M12 und zieht vom craniolateralen Rand des Tergum zur cranialen Ecke des folgenden Sternum (Abb. 17, 18, 20).

M20 verbindet Tergum und Sternum an ihren Rändern. Die vertikalen Muskelfasern beginnen kurz hinter M22 und gehen bis zum Segmentende (Abb. 17, 20).

M21 zieht frontal, vom lateralen Rand des Tergum zur cranialen Ecke des Sternum (Abb. 17, 18, 20).

Muskulatur des IX. Abdomensegments

Tergale Längsmuskeln

M22, M23, M24 und M25 (Abb. 17, 19, 20) entsprechen M12, M13, M14 und M15.

Sternale Längsmuskeln

M26 ist einteilig und zieht vom cranialen Rand des Sternum schräg dorsad zum cranialen Rand der Subanalplatte (Abb. 17, 18, 20).

M28 nimmt nahezu die ganze Ventralfläche des Sternum ein und zieht vom cranialen Rand desselben zur Styligerbasis (Abb. 17, 18, 20).

M30 zieht schräg vom lateralen Rand des Sternum IX zur Penisbasis (Abb. 17, 18, 20).

Tergosternalmuskeln

M29 hat seinen Ursprung lateral am Tergum IX etwa in der Mitte des Segments und inseriert am cranialen Rand der Subanalplatte (Abb. 17, 20).

M31 (Abb. 17, 20) entspricht M20; die Muskelfasern sind leicht caudad geneigt.

M32 (Abb. 17, 20) entspricht M21.

M33 verbindet die hintere laterale Zone des Tergum IX mit dem lateralen Teil der Penisbasis (Abb. 17).

Penismuskel

M34 (Abb. 17, 18, 20) ist ein kräftiger Muskel, der den dorsolateralen Teil des Penis ausfüllt und von der Penisbasis zur dorsolateralen Wand des Penis zieht.

Stylusmuskel

M36 zieht vom Styliger zum Basalglied des Stylus (Abb. 18).

c) Muskulatur des X. und XI. Abdomensegments

M37 entspringt am cranialen Rand des Tergum X und inseriert am dorsalen Teil des Tergum XI (Abb. 7, 17, 20).

M38 ist halbringförmig dem Anus angelagert (Abb. 8).

M39. Man kann zwei Teile unterscheiden. Ein Teil entspringt am cranialen Rand der Subanalplatte und inseriert, sich stark konvergierend, am Anus (Abb. 8). Der andere Teil

entspringt caudal, am lateralen Rand der Subanalplatte und inseriert ebenfalls am Anus (Abb. 8).

M40 beginnt frontal an der Verbindungsstelle von Tergum X und der Subanalplatte und zieht dorsad zum lateralen Teil des Tergum X (Abb. 17, 20).

M41 (Abb. 7, 17, 20) ist ein kräftiger Muskel, der lateral von M37 in der frontalen Hälfte des dorsalen Teils des Tergum X beginnt und zur lateralen Cercusbasis zieht.

M42 ist bei S. aestivalis (Abb. 7, 17) ein schwach ausgebildeter Muskel, der ungefähr nach der Hälfte des Tergum X am dorsalen Teil desselben beginnt und zur medianen Cercusbasis zieht. Bei S. alternatus ist M42 ein kräftiger, breiter Muskel (Abb. 20), der lateral von M37 liegt und vom cranialen Rand des Tergum X zur medianen Cercusbasis zieht.

M43 verbindet den ventralen Rand des Tergum XI mit dessen dorsalen Rand (Abb. 17).

M44 ist ein in der Cercusbasis befindlicher Dorsoventralmuskel.

7. Die Muskulatur von Oligoneuriella rhenana Imhoff

Bei O. rhenana sind die vorderen Segmente bis zum VIII. Segment durch eine breite membranöse Zone verbunden (Abb. 21), die jeweils den caudalen Rand des einen Segments mit dem cranialen Rand des folgenden Segments verbindet. Mittels dieser Membran können aufeinanderfolgende Segmente bis zu einem Drittel invaginiert werden (GRANDI 1962), indem sich der caudale Teil eines Segments über den frontalen Teil des darauffolgenden Segments schiebt.

Eine Besonderheit stellt Oligoneuriella auch in bezug auf die tergale und sternale Längsmuskulatur der Segmente II - VII dar. Diese beginnt nämlich nicht am cranialen Rand des jeweiligen Tergum oder Sternum, sondern erst hinter einem Viertel bis einem Drittel des Segments (Abb. 21) und inseriert am cranialen Rand der folgenden Intersegmentalmembran.

a) Muskulatur des VII. Abdominalsegments

Tergale Längsmuskeln

M1 und M2 (Abb. 21) entsprechen den Angaben bei Palin-

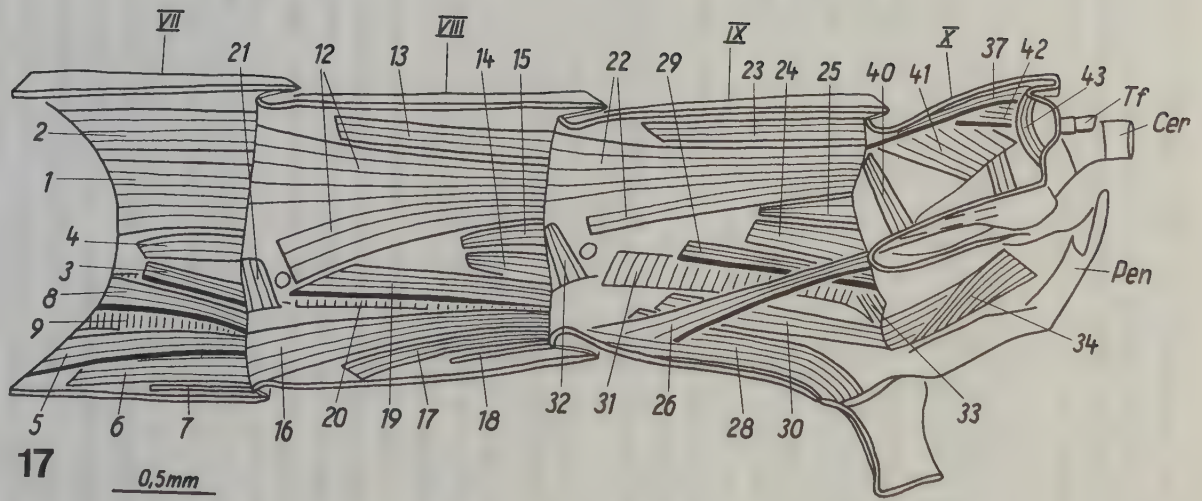


Abb. 17: Siphlonurus aestivalis. Medianansicht des Abdomenendes.

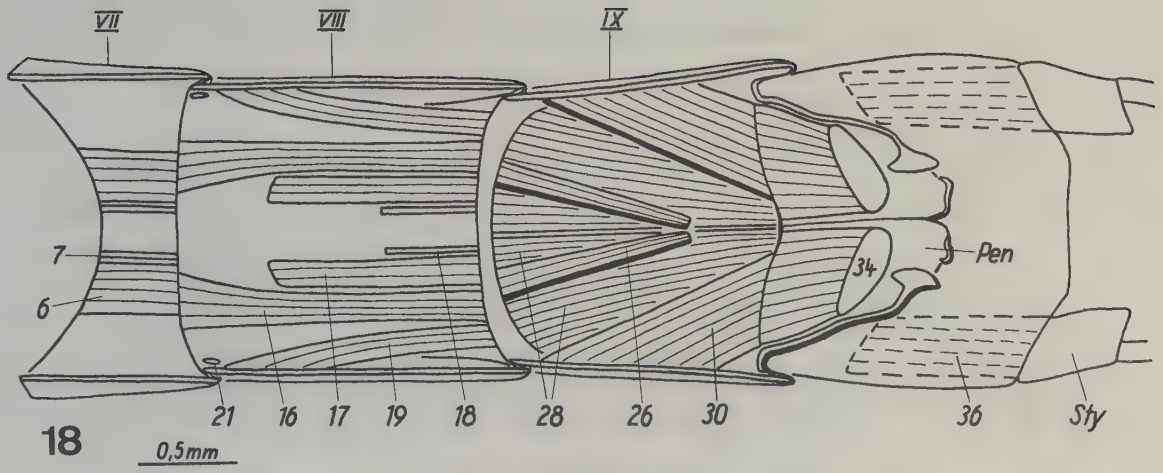


Abb. 18: Siphlonurus aestivalis. Horizontalschnitt durch das Abdomenende; ventrale Hälfte.

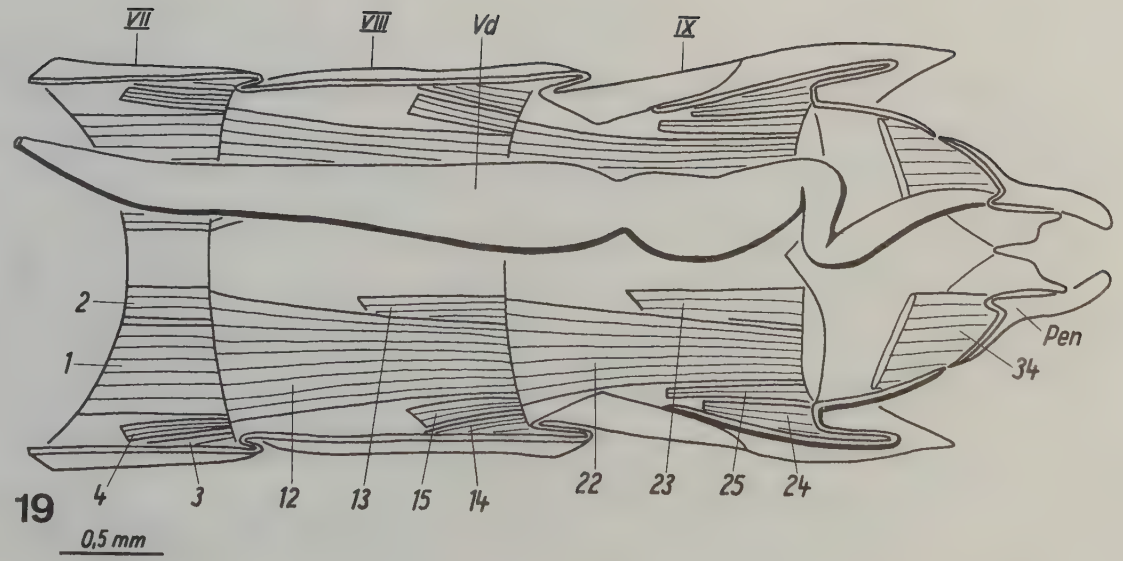


Abb. 19: Siphlonurus aestivalis. Horizontalschnitt durch das Abdomenende, dorsale Hälfte; rechter Gonoduct entfernt.

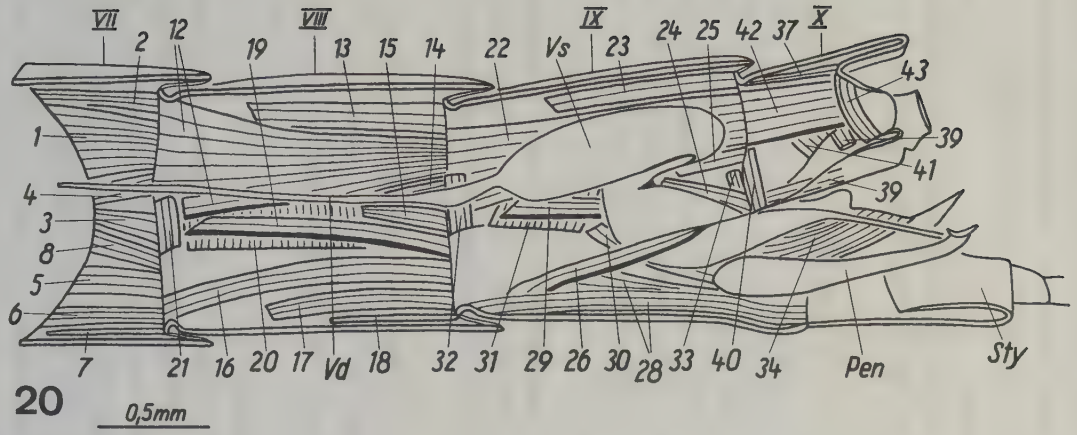


Abb. 20: Siphlonurus alternatus. Medianansicht des Abdomenendes.

genia, abgesehen von den eingangs erwähnten Besonderheiten.

M3 beginnt ungefähr in der Segmentmitte lateral am Tergum und zieht parallel zu M1 verlaufend zum cranialen Rand der darauffolgenden Intersegmentalmembran (Abb. 21).

Sternale Längsmuskeln

M5 und M6 (Abb. 21) entsprechen den Angaben bei Palingenia, abgesehen von den oben erwähnten Besonderheiten.

Tergosternalmuskeln

M8 und M10 (Abb. 21) entsprechen den Angaben bei Campsurus.

M9 ist einteilig und beginnt unmittelbar hinter dem Stigma (Abb. 21). Die dorsoventral orientierten Muskelfasern reichen bis zur darauffolgenden Intersegmentalmembran. M9 ist ausgesprochen kräftig und besteht aus mehreren Schichten.

M11 (Abb. 21) entspricht den Angaben bei Potamanthus.

b) Muskulatur des VIII. Abdomensegments

M12, M14, M19, M20 und M21 (Abb. 22) entsprechen den Angaben bei Campsurus.

M16 und M17 (Abb. 22) entsprechen den Angaben bei Palingenia.

c) Muskulatur des IX. Abdomensegments

Tergale Längsmuskeln

M22 und M24 (Abb. 22) entsprechen den Angaben bei Campsurus.

Sternale Längsmuskeln

M26 (Abb. 22) entspricht den Angaben bei Campsurus.

M28 verläuft entlang der ventralen Mittellinie vom cranialen Rand des Sternum IX zur Styligerbasis (Abb. 22).

M30 ist ein mächtig ausgebildeter Muskel (Abb. 20), der von der craniolateralen Ecke des Sternum IX zur Penisbasis zieht.

Tergosternalmuskeln

M29, M31, M32 (Abb. 22) und M33 entsprechen den Angaben bei Palingenia.

Penismuskel

M34 ist ein breiter bandförmiger Muskel (Abb. 22, 38), der vom lateralen Teil der Penisbasis kommt und über den Ausleitungsgang zum medianen Teil der Penisbasis zieht.

Stylusmuskel

M36 entspricht den Angaben bei Palingenia.

d) Muskulatur des X. und XI. Abdomensegments

M37 (Abb. 22) entspricht den Angaben bei Palingenia, ist aber wesentlich schwächer als bei Palingenia ausgebildet.

M39 (Abb. 22) entspricht den Angaben bei Siphlonurus.

M38; M41, M42 und M43 (Abb. 22) und M44 entsprechen den Angaben bei Campsurus.

8. Die Muskulatur von Isonychia sp.

a) Muskulatur des VIII. Abdomensegments

Tergale Längsmuskeln

M12 (Abb. 23) entspricht den Angaben bei Siphlonurus, allerdings fehlt die ventrale Abzweigung.

M14 und M15 (Abb. 23) entsprechen den Angaben bei Siphlonurus.

Ventrale Längsmuskeln

M16 und M17 (Abb. 23) entsprechen den Angaben bei Siphlonurus.

Tergosternalmuskeln

M19, M20 und M21 (Abb. 23) entsprechen den Angaben bei Siphlonurus.

b) Muskulatur des IX. Abdomensegments

Tergale Längsmuskeln

M22 und M23 (Abb. 23) entsprechen M13 und M14.

M24 beginnt im caudalen Viertel des Segments am lateralen Rand des Tergum IX und zieht zum craniolateralen Rand des Tergum X. M24 wird größtenteils vom M22 verdeckt (Abb. 23).

Sternale Längsmuskeln

M26 ist ein breiter Muskel, der vom cranialen Rand des

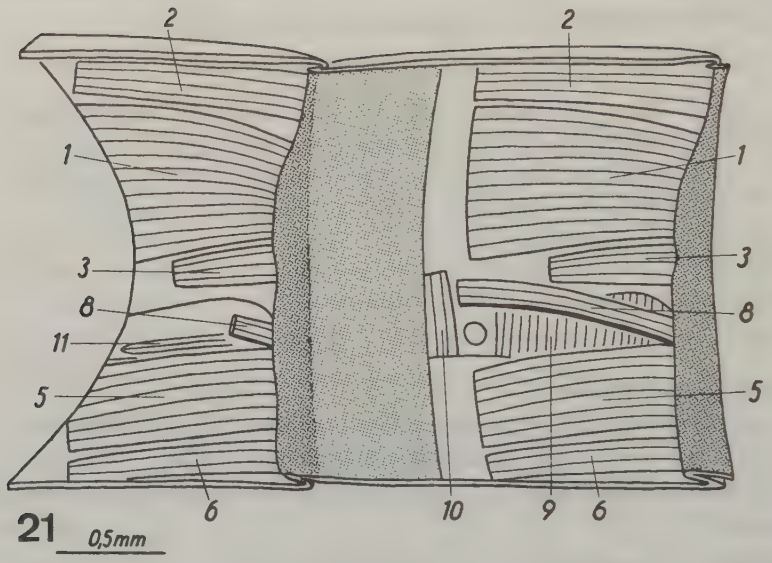


Abb. 21: Oligoneuriella rhenana. Medianansicht zweier praegenitaler Segmente. Im vorderen Segment sind M8 (teilweise), M9 und M10 entfernt.

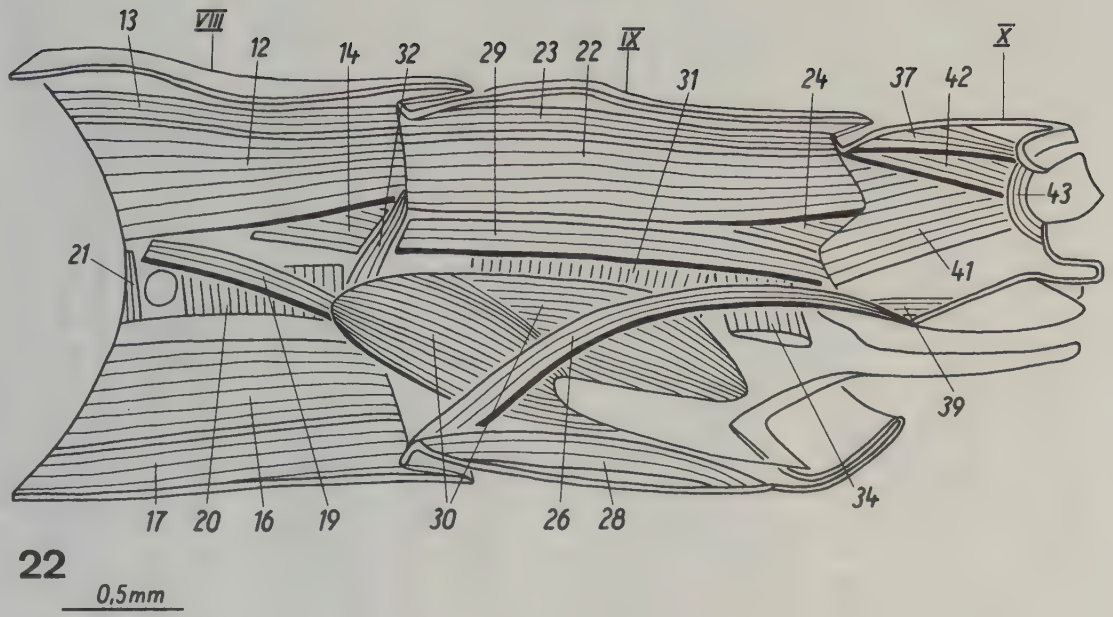


Abb. 22: Oligoneuriella rhenana. Medianansicht des Abdomenendes.

Sternum schräg dorsad zum cranialen Rand der Subanalplatte zieht (Abb. 23).

M27 ist ein schmaler Muskel, der parallel zu M27 verläuft. Der Ursprung von M28 ist jedoch etwas caudad verschoben (Abb. 23).

M28 ist ein flächiger Muskel im Bereich der ventralen Mittellinie, der am cranialen Rand des Sternum beginnt und zur Styligerbasis zieht.

M30. Ein kurzer, aber kräftiger Muskel, der vom caudolateralen Rand des Sternum zur Penisbasis zieht (Abb. 23).

Tergosternalmuskeln

M29 entspringt caudal von M32 lateral am Tergum und zieht schräg zum craniolateralen Rand der Subanalplatte.

M32 ist an seiner Ursprungsstelle sehr breit und wird in seinem frontalen Bereich teilweise von M22 verdeckt (Abb. 23). Zur Insertionsstelle verengt sich M29 ziemlich.

M31, M32 und M33 (Abb. 23) entsprechen den Angaben bei Siphlonurus.

Penismuskel

M34 entspricht den Angaben bei Siphlonurus.

Stylusmuskel

M36 entspricht den Angaben bei Siphlonurus.

c) Muskulatur des X. und XI. Abdomensegments

M37 (Abb. 23); M38; M39, M40, M41 und M42 (Abb. 23); M43 und M44 entsprechen den Angaben bei Siphlonurus alternatus.

9. Die Muskulatur von Siphloplecton speciosum Traver

a) Muskulatur des VIII. Abdomensegments

Die Muskeln (Abb. 24) entsprechen nahezu vollständig den Angaben bei Siphlonurus. M14 und M15 sind cranial etwas breiter als caudal und die Insertionsstellen liegen weiter auseinander als bei Siphlonurus.

b) Muskulatur des IX. Abdomensegments

Die Muskeln (Abb. 24) entsprechen weitgehend den Angaben bei Siphlonurus.

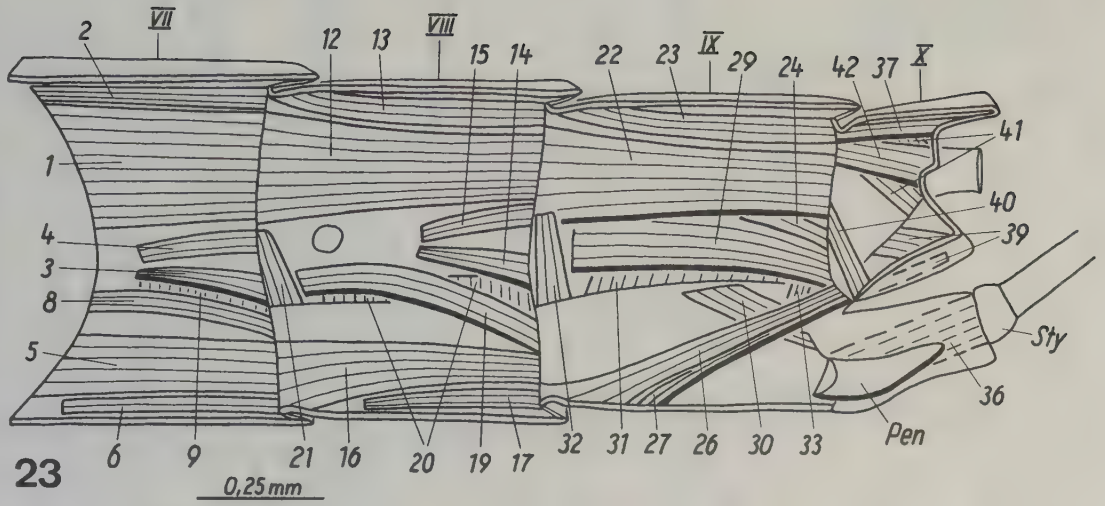


Abb. 23: Isonychia sp. Medianansicht des Abdomenendes.

M22 besitzt keine ventrale Abspaltung.

M24 ist ungefähr doppelt so lang wie M25 und beginnt etwa in der Mitte des Segments.

M26 und M28 entspringen nicht direkt am cranialen Rand des Sternum X, sondern etwas caudal davon.

Penismuskel

M34 ist ein in der basalen und lateralen Hälfte des Penis vorhandener, leicht caudad geneigter Dorsoventral-Muskel (Abb. 24).

Stylusmuskel

M36 entspricht den Angaben bei Siphlonurus.

d) Muskulatur des X. und XI. Abdomensegments

Die Muskeln entsprechen den Angaben bei Siphlonurus aestivalis.

10. Die Muskulatur von Rhithrogena semicolorata Curtis und Ecdyonurus torrentis Kimmins

a) Muskulatur des VIII. Abdomensegments

Tergale Längsmuskeln

M12, M13, M14 und M15 (Abb. 25) entsprechen den Angaben bei Siphlonurus.

Sternale Längsmuskeln

M16, M17 und M18 (Abb. 25, 26) entsprechen den Angaben bei Siphlonurus. M18 fehlt bei Ecdyonurus.

Tergosternalmuskeln

M19, M20 und M21 (Abb. 25) entsprechen den Angaben bei Siphlonurus.

b) Muskulatur des IX. Abdomensegments

Tergale Längsmuskeln

M22 und M23 (Abb. 25) entsprechen den Angaben bei Siphlonurus.

M24 beginnt frontal kurz hinter M34 (Abb. 25), ist dort ziemlich breit und zieht, sich verengend, zum craniolateralen Rand des Tergum X. Der Ursprung von M24 ist fast vollständig vom ventralen Teil des M22 verdeckt.

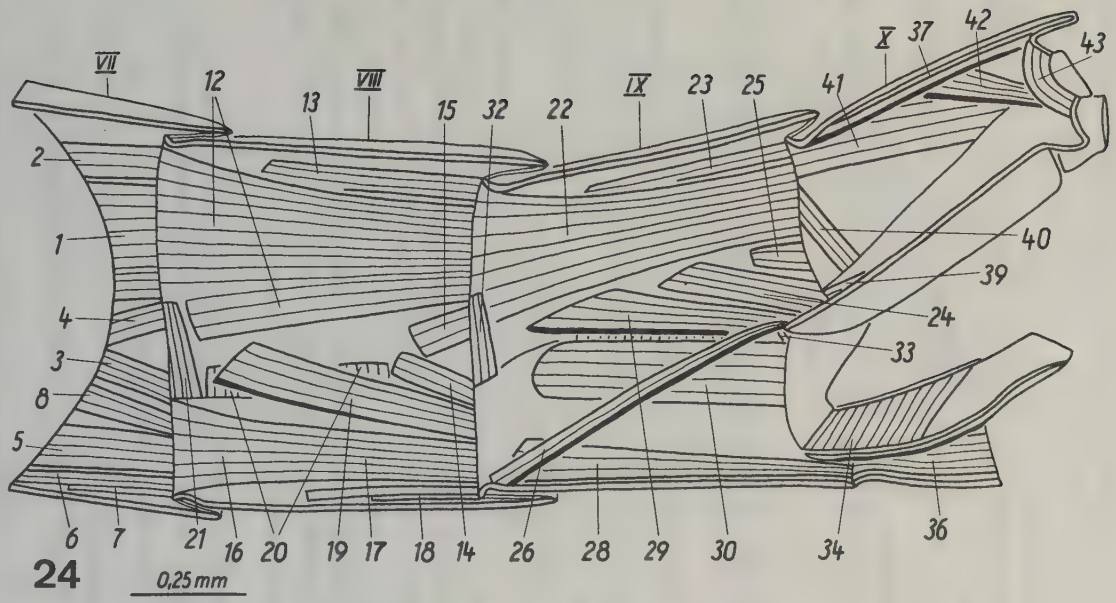


Abb. 24: Siphloplecton speciosum. Medianansicht des Abdomenendes.

M25 ist ein kurzer, schwach ausgebildeter Muskel, der dorsal von M24 liegt und weitgehend vom ventralen Ast des M22 verdeckt wird (Abb. 25).

Sternale Längsmuskeln

M26, M27 und M28 (Abb. 25, 26) entsprechen den Angaben bei Isonychia.

M30 (Abb. 25, 26) entspricht den Angaben bei Siphlonurus.

Tergosternalmuskeln

M31, M32 und M33 (Abb. 25) entsprechen den Angaben bei Siphlonurus.

Penismuskel

M34 (Abb. 25, 26) entspricht den Angaben bei Siphlonurus.

Stylusmuskel

M36 (Abb. 26) entspricht den Angaben bei Siphlonurus.

c) Muskulatur des X. und XI. Abdomensegments

M37 (Abb. 25); M38; M39, M40, M43 (Abb. 25) und M44 entsprechen den Angaben bei Siphlonurus.

M41 ist ein breiter, kräftiger Muskel, der lateral von M42 liegt (Abb. 25) und die dorsolaterale sowie laterale Fläche des Tergum X einnimmt. M41 kommt vom craniolateralen Rand des Tergum X und zieht zur lateralen Hälfte der Cercusbasis.

M42 ist ebenfalls ein breiter, kräftiger Muskel, der medial von M41 liegt, am cranialen Rand des Tergum X beginnt und zur medianen Cercusbasis zieht (Abb. 25).

11. Die Muskulatur von Centroptilum luteolum Müller, Cloeon dipterum Linnaeus und Callibaetis floridanus Banks

a) Muskulatur des VIII. Abdomensegments

Tergale Längsmuskeln

M12 und M13 (Abb. 27) entsprechen den Angaben bei Isonychia.

M14 ist ein keilförmiger Muskel (Abb. 27), der etwa in der Mitte des Segments lateral am Tergum beginnt und sich caudal verbreiternd zum craniolateralen Rand des folgenden Tergum zieht.

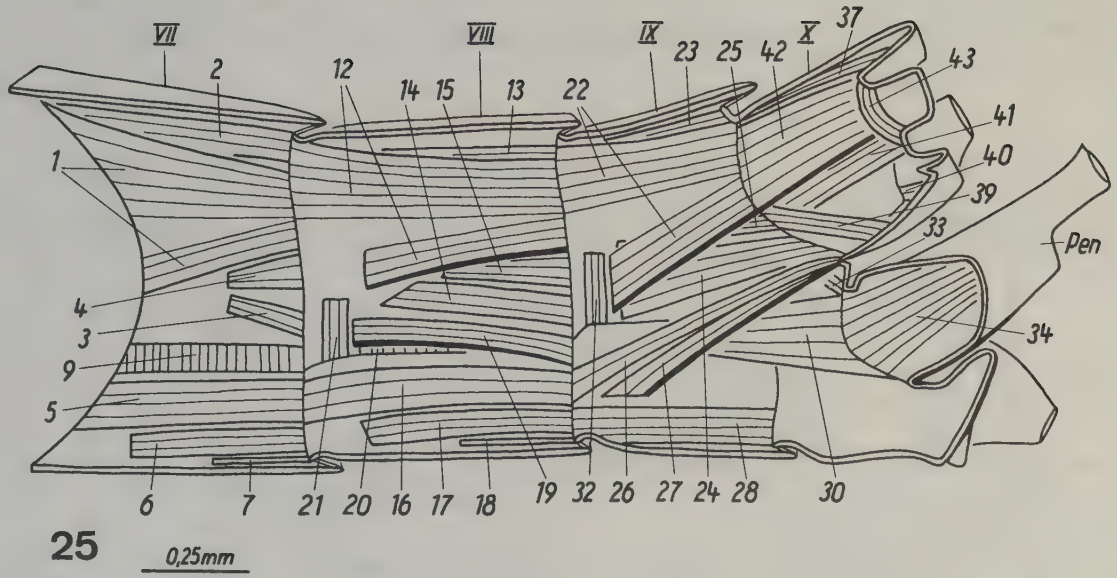


Abb. 25: Rhithrogena semicolorata. Medianansicht des Abdomenendes.

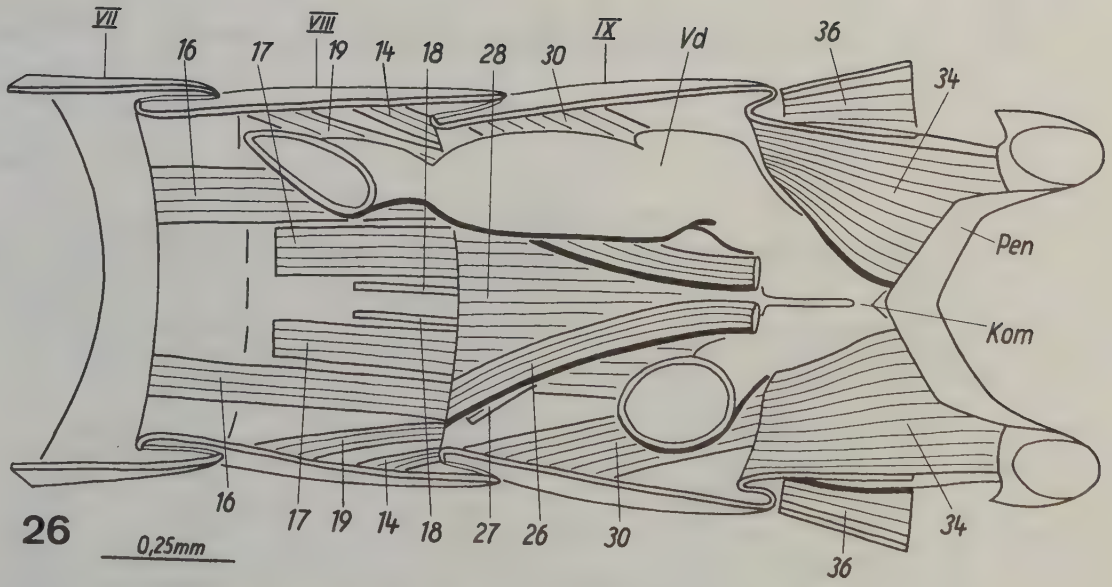


Abb. 26: Rhithrogena semicolorata. Horizontalschnitt durch das Abdomenende, ventrale Hälfte.

Sternale Längsmuskeln

M16, M17 und M18 (Abb. 27) entsprechen den Angaben bei Siphlonurus.

Tergosternalmuskeln

M19, M20 und M21 (Abb. 27) entsprechen den Angaben bei Siphlonurus.

b) Muskulatur des IX. Abdomensegments

Tergale Längsmuskeln

M22, M23 und M24 (Abb. 27) entsprechen M12, M13 und M14.

Sternale Längsmuskeln

M26, M27 und M28 (Abb. 27) entsprechen den Angaben bei Isonychia. Bei Centroptilum und Cloeon fehlt M27.

M30 ist bei Cloeon ein sehr kurzer Muskel, der im caudalen Drittel des Sternum X an dessen lateralen Rand beginnt und zur Basis des rudimentären Penis zieht. Bei Centroptilum und Callibaetis (Abb. 27) liegt der Ursprung von M30 an der craniolateralen Ecke des Sternum X.

M29, M31 und M32 (Abb. 27) entsprechen den Angaben bei Siphlonurus. Bei Centroptilum und Cloeon ist M32 zu einem äußerst schmalen, nur noch aus wenigen Fasern bestehenden Muskel reduziert.

Stylusmuskel

M36 entspricht den Angaben bei Siphlonurus.

c) Muskulatur des X. und XI. Abdomensegments

Die Muskeln entsprechen den Angaben bei Rhithrogena.

12. Die Muskulatur von Leptophlebia cupida Say und Habroleptoides modesta Hagen

a) Muskulatur des VIII. Abdomensegments

Die Muskeln (Abb. 28, 29) entsprechen nahezu den Angaben bei Siphlonurus.

Bei M12 ist eine ventrale Abzweigung angedeutet. Diese wird jedoch nicht durch die Trachee verursacht, die in das Stigma mündet.

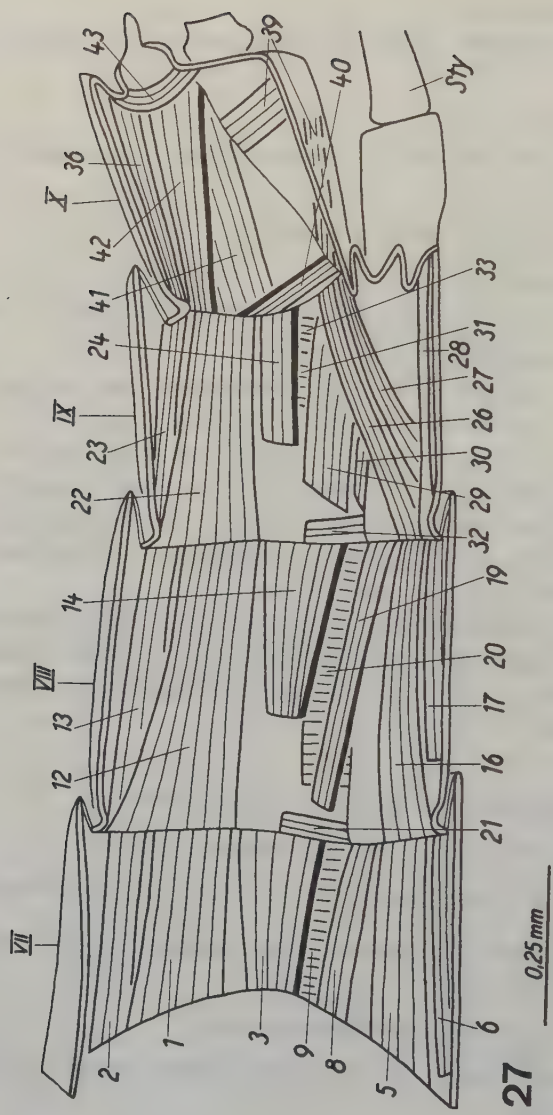


Abb. 27: Callibaetis floridanus. Medianansicht des Abdomenendes.

M14 von Habroleptoides (Abb. 29) ist gerade und langgestreckt und beginnt ziemlich weit frontal auf der gleichen Höhe wie M19, von dem M14 teilweise verdeckt wird.

M15 ist bei Habroleptoides (Abb. 29) ein schmaler, dreieckiger Muskel.

b) Muskulatur des IX. Abdomensegments

Tergale Längsmuskeln

M22 von Leptophlebia (Abb. 28) entspricht den Angaben bei Siphlonurus. M22 von Habroleptoides (Abb. 29) entspricht den Angaben bei Isonychia.

M23 (Abb. 28, 29) beginnt bereits am cranialen Rand des Tergum und entspricht ansonsten den Angaben bei Siphlonurus.

M24 ist von breiter Gestalt. Er beginnt frontal hinter dem M32 und zieht zur craniolateralen Ecke des folgenden Tergum (Abb. 28, 29).

M25 liegt dorsal von M24, ist schmäler als dieser, beginnt frontal auf der gleichen Höhe wie M24 oder etwas caudal davon und inseriert am craniolateralen Rand des folgenden Tergum (Abb. 28, 29).

Sternale Längsmuskeln

M26 und M30 (Abb. 28, 29) entsprechen den Angaben bei Siphlonurus.

M28 von Leptophlebia (Abb. 28) entspricht den Angaben bei Siphlonurus und M28 von Habroleptoides (Abb. 29) entspricht den Angaben bei Isonychia.

Tergosternalmuskeln

M31, M32 und M33 (Abb. 28, 29) entsprechen den Angaben bei Siphlonurus.

Stylusmuskel

M36 entspricht den Angaben bei Siphlonurus.

c) Muskulatur des X. und XI. Abdomensegments

M37 (Abb. 28, 29); M38; M39 (Abb. 28); M43 (Abb 28, 29) und M44 (Abb. 28) entsprechen den Angaben bei Siphlonurus. M40 fehlt.

M41 (Abb. 28, 29) entspricht den Angaben bei Rhithrogena.

M42 teilt sich in einen lateralen und einen medialen Teil. Beide Teile haben ihren Ursprung am cranialen Rand des Tergum X (Abb. 28, 29) und ziehen zur medianen Cercusbasis.

13. Die Muskulatur von Ephemerella major Klapalek

a) Muskulatur des VIII. Abdomensegments

Tergale Längsmuskeln

M12, M13 und M15 (Abb. 30) entsprechen den Angaben bei Habroleptoides, wobei M12 und M13 nur sehr undeutlich zu unterscheiden sind.

Sternale Längsmuskeln

M16 (Abb. 30) entspricht den Angaben bei Siphlonurus.

Tergosternalmuskeln

M20 und M21 (Abb. 30) entsprechen den Angaben bei Siphlonurus.

b) Muskulatur des IX. Abdomensegments

Tergale Längsmuskeln

M22 (Abb. 30) entspricht M13.

M24 (Abb. 30) entspricht den Angaben bei Habroleptoides.

Sternale Längsmuskeln

M26, M27 und M30 (Abb. 30) entsprechen den Angaben bei Siphlonurus.

Tergosternalmuskeln

M31 (Abb. 30) ist von trapezförmiger Gestalt.

M32 und M33 (Abb. 30) entsprechen den Angaben bei Siphlonurus.

Penismuskel

M34 beginnt nicht direkt an der Penisbasis, sondern etwas weiter caudal und zieht in Richtung Penisspitze zur dorsalen Wand des Penis (Abb. 30).

Stylusmuskel

M36 (Abb. 30) entspricht den Angaben bei Siphlonurus.

c) Muskulatur des X. und XI. Abdomensegments

Die Muskeln entsprechen den Angaben bei Rhithrogena. M40 fehlt.

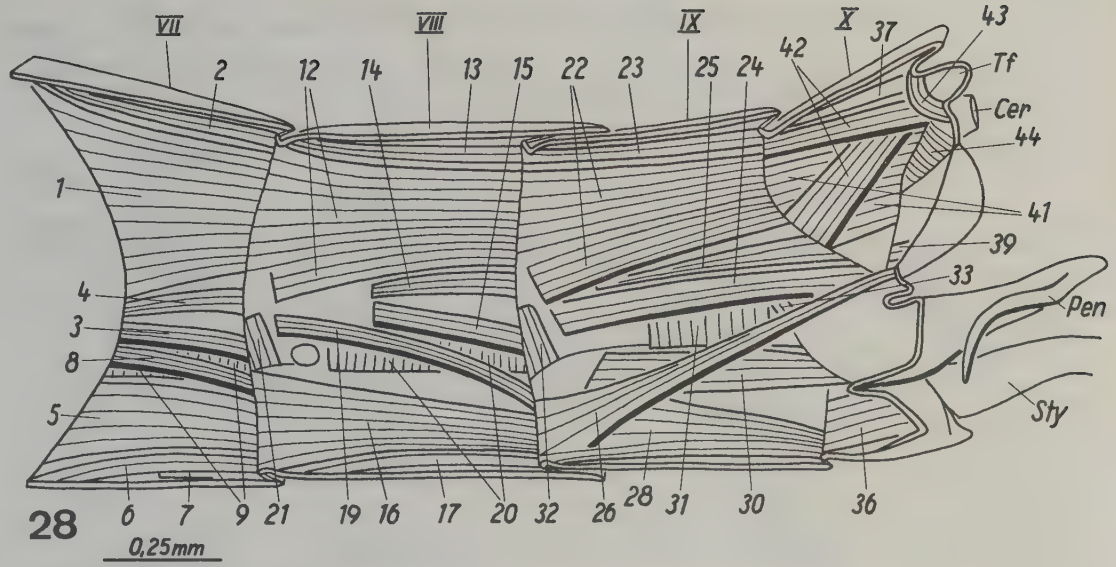


Abb. 28: Leptophlebia cupida. Medianansicht des Abdomenendes.

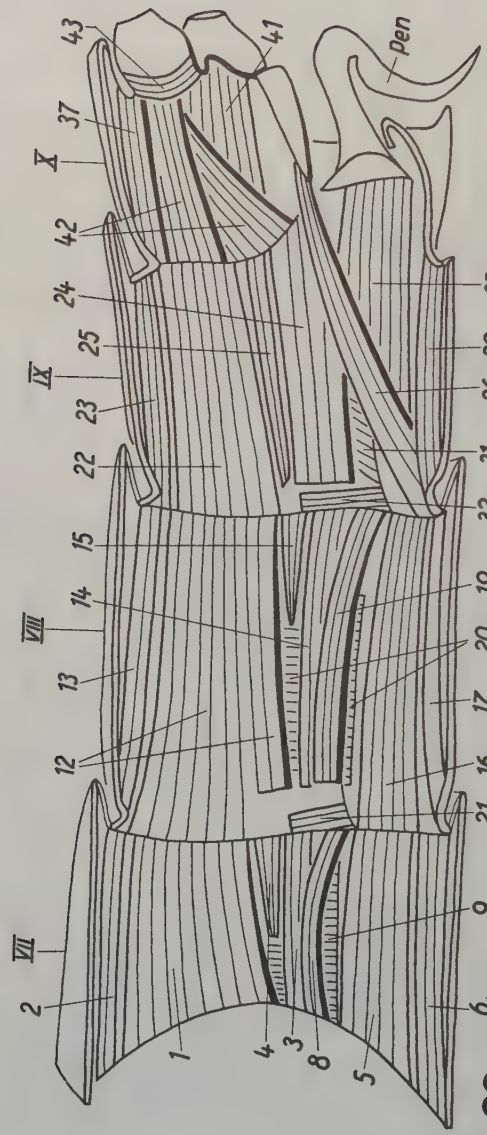


Abb. 29: Habroleptoides modesta. Medianansicht des Abdomenendes.

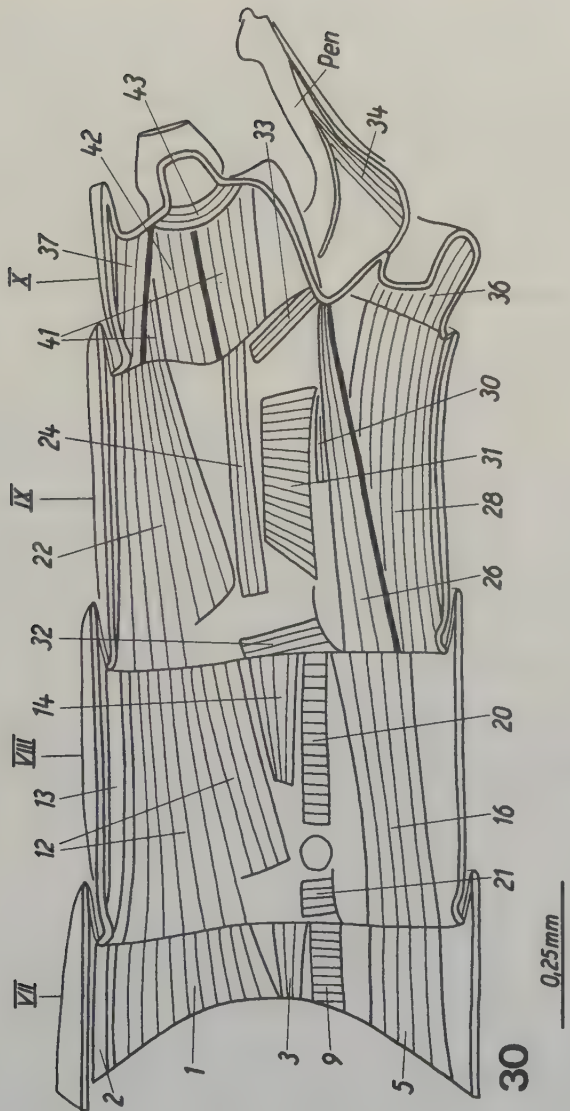


Abb. 30: Ephemerella ignata. Medianansicht des Abdomenendes.

III. Die männlichen Ausleitungsgänge

Bei den Imagines gehen die Ausleitungsgänge meist im VII. Segment aus den Resten der Testes hervor, die schon im letzten Larvenstadium in die Ausleitungsgänge entleert werden (PALMÉN 1884, BRINCK 1957, SOLDÁN 1979a). Die Follikelreste (Fr, Abb. 31, 32) sind von den Ausleitungsgängen oft durch einen Muskelsphinkter abgegrenzt und bei den einzelnen Individuen verschieden gut erhalten, ja selbst zwischen den beiden Testes eines Individuums können Unterschiede bestehen. In der Regel beginnen die Ausleitungsgänge im VII. Segment an der lateralen Wand des Tergum und ziehen mehr oder weniger direkt caudad bis zum Ende des IX. Segments (Abb. 20). Dort biegen sie um und ziehen zunächst schräg cranioventrad oder ventrad, um nach einer abermaligen Biegung schließlich caudad in Richtung Penes zu verlaufen (Abb. 20). Bei manchen Arten ziehen die Ausleitungsgänge nach dem Umbiegen im IX. Segment bis zu dessen cranialen Rand, bevor sie wieder caudad umkehren. Oft verlaufen sie aber auch nahezu direkt in Richtung Penes. Auch beim Verlauf der Ausleitungsgänge können Unterschiede innerhalb desselben Individuums vorkommen.

Die Untersuchung der männlichen Ausleitungsgänge wurde in Hinsicht auf Möglichkeiten der Spremaauspressung durchgeführt. Daher wurde bei den im Folgenden dargelegten Ergebnissen vor allem auf die muskulösen Bestandteile der Ausleitungsgänge Wert gelegt.

1. Rhithrogena semicolorata Curtis

Die caudad verlaufenden Vasa deferentia (Vd, Abb. 31) beginnen im VII. Segment und sind durch eine Engstelle am Ende des VIII. Segments (Abb. 31) in zwei Abschnitte gegliedert. Am Ende des IX. Segments knicken die Vd um und ziehen ventrad unter die Muskeln M26 + M27 (Abb. 31), um nach einer weiteren Biegung caudad in Richtung Penes zu ziehen. Kurz vor dem Eintritt in die Penes kommt es zu einer Kommunikation (Kom, Abb. 26, 31, 32) der beiden Vd. Dieser unpaare Abschnitt ist jedoch sehr kurz, so daß die beiden Ausleitungsgänge getrennt jeweils in Richtung Spitze eines Penis ziehen.

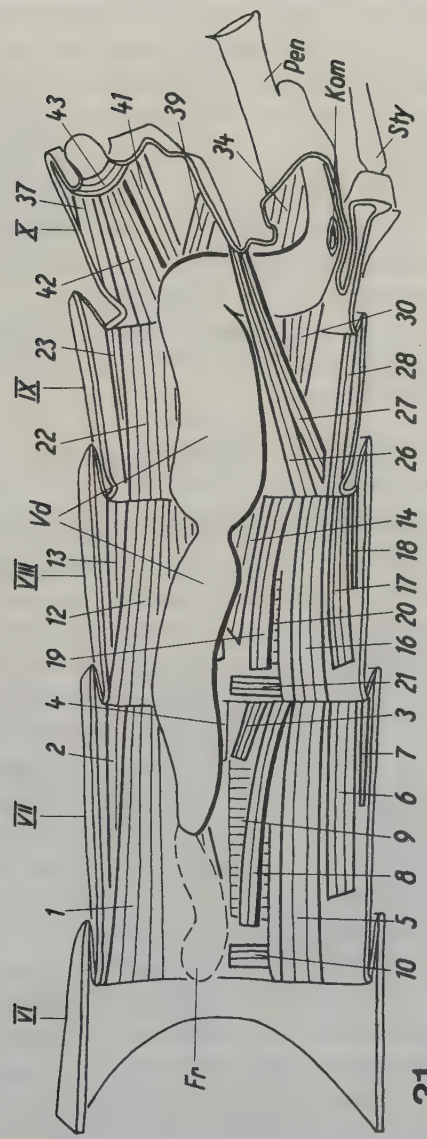


Abb. 31: Rhithrogena semicolorata. Medianansicht des Abdomenendes.

Im distalen Penisabschnitt gehen die Vd in die ektodermaler Herkunft und daher von einer Chitinintima ausgekleideten Ductus ejaculatorii (De) über, was ungefähr an der Stelle geschieht, an der sich die an der Basis noch miteinander verbundenen Penes trennen. Die De münden an den Penisspitzen aus.

Die Vd sind dicht mit Spermien und runden bis ovalen Sekretschollen ausgefüllt und fungieren somit zugleich als Vesiculae seminalis (Vs). Sie sind von einer hauchdünnen Längsmuskelschicht umgeben und von einem Epithel ausgekleidet, das deutlich von dem der muskellosen De (Abb. 33) verschieden ist. Die Engstelle zwischen den beiden Vs-Abschnitten ist von kräftiger Ringmuskulatur umgeben.

2. Ecdyonurus torrentis Kimmins, Stenonema vicarium Walker und Stenacron coralina Banks

Die aus den Follikelresten hervorgehenden Vd (Abb. 34) sind zunächst sehr schmal, schwellen aber im VIII. Segment mächtig an und verschmälern sich erst wieder im Bereich der Penisbasis. Etwa nach der Hälfte der Penes gehen die Vd in die De über. Eine Kommunikation der Vd, wie bei Rhithrogena, ist nicht vorhanden. Die Vs, d. h. die erweiterten Abschnitte der Vd, gliedern sich in zwei Teile, die durch eine Engstelle am Ende des VIII. Segments (Abb. 34) voneinander abgegrenzt sind. Ein Ringmuskelsphinkter, wie er bei Rhithrogena an dieser Stelle vorhanden ist, fehlt jedoch. Die Vd sind in ihrem ganzen Verlauf von einer dünnen Längsmuskelschicht umgeben. Beim Übergang in die De verliert sich die Muskulatur. Ein auskleidendes Epithel ist nur im caudalen Teil, d. h. nach der Engstelle der Vd und bei den De vorhanden, wobei die Epithelien der beiden Abschnitte der Ausleitungsgänge wie bei Rhithrogena verschieden sind. Gegenüber Rhithrogena weist das Epithel des caudalen Vs-Abschnittes jedoch eine Besonderheit auf. Es bildet septenartige Einfaltungen aus (Abb. 35), die eine Art Kammerung hervorrufen, welche auch äußerlich als Ringelung (Abb. 34) wahrnehmbar ist. Der craniale Abschnitt der Vs ist völlig mit Spermatozoen (Sperm, Abb. 36) ausgefüllt, die beim Übergang in den caudalen Abschnitt durch Sekret (Sek, Abb. 36) ersetzt werden.

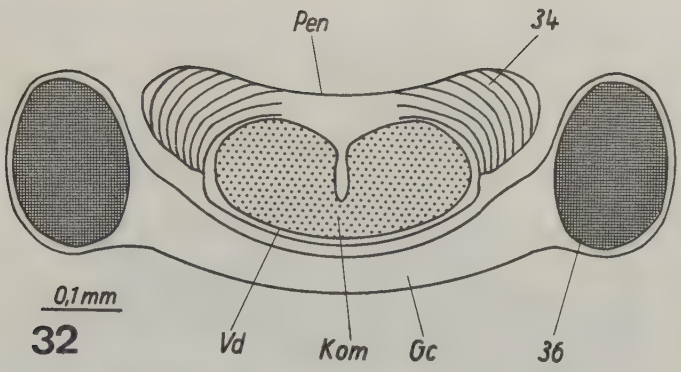


Abb. 32: Rhithrogena semicolorata. Schematischer Querschnitt durch Styliger und Basis der Penes.

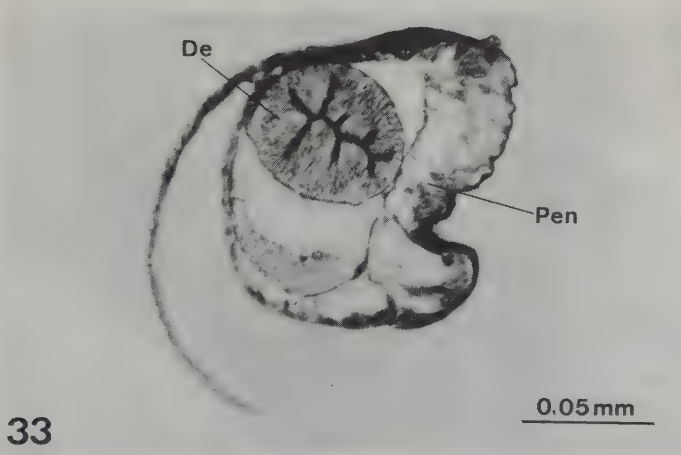


Abb. 33: Rhithrogena semicolorata. Querschnitt durch den linken Penis im distalen Bereich.

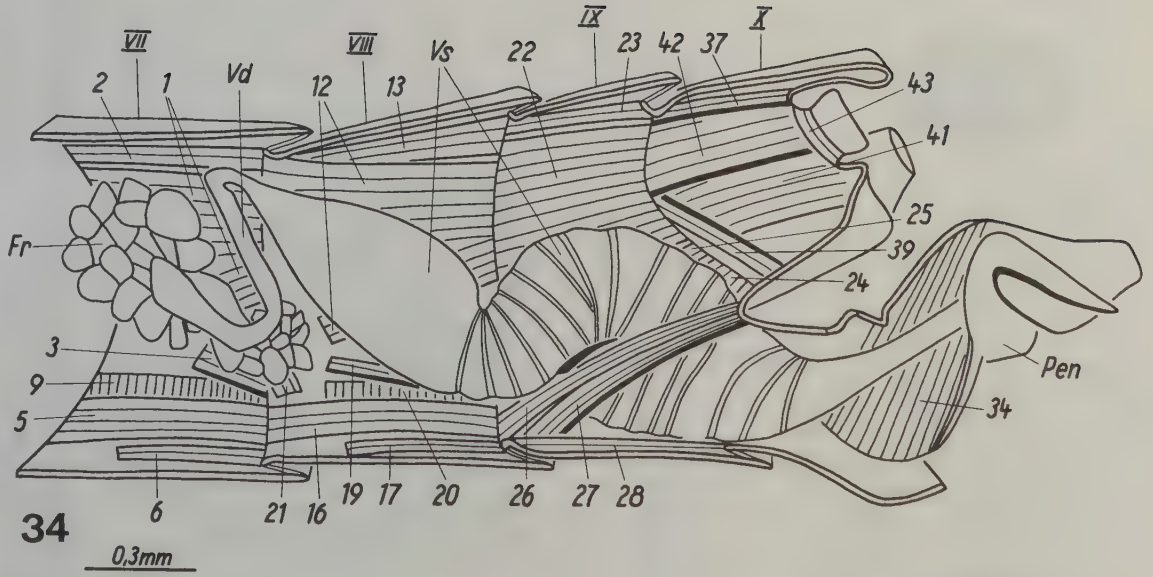


Abb. 34: Ecdyonurus torrentis. Medianansicht des Abdomenendes.

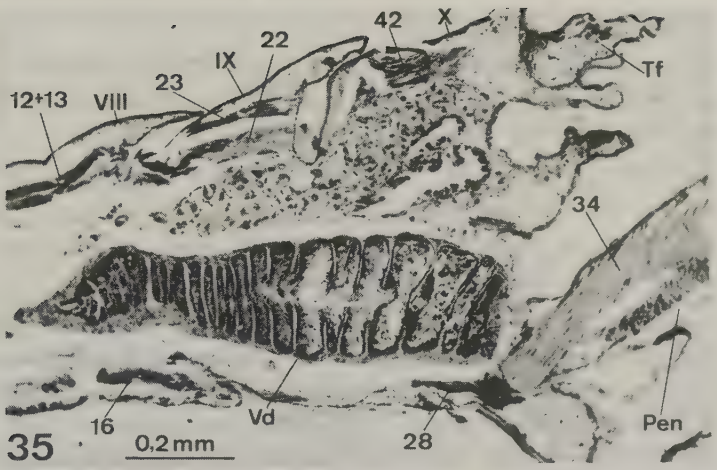


Abb. 35: Ecdyonurus torrentis. Sagittalschnitt durch das Abdomenende.

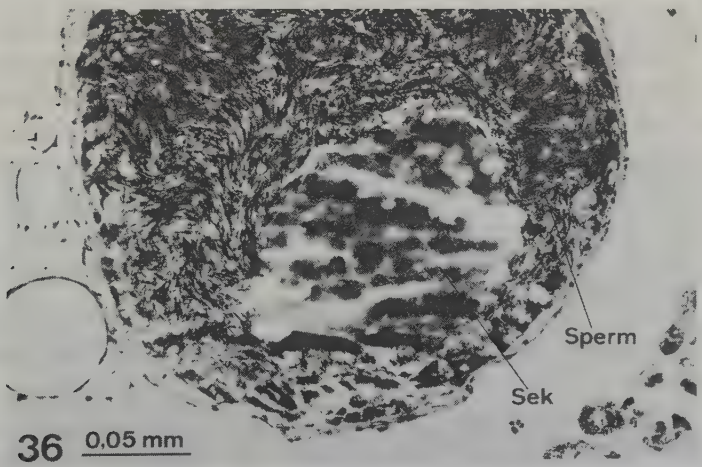


Abb. 36: Ecdyonurus torrentis. Querschnitt durch ein Vd beim Übergang des cranialen Vs-Abschnitts in den caudalen Vs-Abschnitt.

3. Epeorus vitreus Walker, Epeorus sylvicola Pictet und Pseudiron sp.

Die Ausleitungsgänge von E. vitreus entsprechen in bezug auf Muskulatur, Epithel und Inhalt denen von E. torrentis. Jedoch kommunizieren die Vs im Bereich der Penisbasis miteinander wie bei R. semicolorata.

Bei E. sylvicola und Pseudiron sp. fehlt diese Kommunikation. Eine Unterscheidung zwischen einem cranialen und caudalen Vs-Abschnitt ist nicht möglich.

Die Ausleitungsgänge sind bis zum Beginn der De von Längsmuskeln umgeben und mit einem Epithel versehen, daß sich von dem der De unterscheidet. Eine Kammerung ist wie bei R. semicolorata nicht vorhanden. Die Ausleitungsgänge sind einschließlich der muskellosen De von Spermatozoen ausgefüllt.

4. Siphlonurus occidentalis Eaton, Siphlonurus alternatus Eaton, Ameletus inopinatus Eaton, Ameletus oregonensis Eaton und Isonychia rufa McDunnough.

Die Vd (Abb. 20) sind von einer dünnen Längsmuskellage umgeben und von einem Epithel ausgekleidet. Die im cranialen Teil der Vs vorhandenen Spermien werden beim Übergang in den caudalen, gekammerten Vs-Abschnitt durch Sekret ersetzt. Ein Muskelsphinkter ist zwischen den beiden Abschnitten nicht vorhanden. Die im distalen Penisbereich vorhandenen De sind muskellos. Die Ausleitungsgänge entsprechen insgesamt denen von S. vicarium und S. coralina.

5. Siphlonurus aestivalis Eaton und Parameletus chelifer Bengtsson.

Die Vd (Abb. 19) von S. aestivalis sind zunächst von hauchdünner Ringmuskulatur umgeben und besitzen ein Epithel. Vom Beginn des caudalen Vs-Abschnittes an, der wie bei R. semicolorata durch einen kräftigen Muskelsphinkter gekennzeichnet ist, sind die Vd von einer kräftigen Längsmuskelschicht umgeben. Die im distalen Penisbereich vorhandenen De sind muskellos. Die Ausleitungsgänge sind überall mit

Spermien ausgefüllt und es kommt weder eine Kammerung vor, noch kommunizieren die Vd irgendwo miteinander.

Die Ausleitungsgänge von P. chelifer entsprechen nahezu den Angaben bei S. aestivalis. Der caudale Teil der Vs ist bei P. chelifer jedoch gekammert und die zunächst vorhandenen Spermatozoen werden hier durch Sekret ersetzt.

6. Coloburiscoides munionga Tillyard

Die Vd besitzen ein Epithel und sind von einer starken Längsmuskelschicht umgeben. Der caudale Teil der Vs ist gekammert und mit Sekret ausgefüllt. Die Eigenmuskulatur der Ausleitungsgänge verschwindet beim Übergang in die De, d. h. diese besitzen noch ein ganz kurzes Stück weit Längsmuskeln.

7. Siphloplecton speciosum Traver

Die Vd sind bis zum Beginn des caudalen Vs-Abschnittes muskellos und ohne Epithel. Danach sind sie von kräftiger Längsmuskulatur umgeben. Zwischen den beiden Vs-Abschnitten befindet sich ein kräftiger Muskelsphinkter. Bis zum Anfangsteil des caudalen Vs-Abschnittes sind die Vd mit Spermien ausgefüllt, werden dann jedoch durch Sekret ersetzt. Im distalen Penisabschnitt werden die Vd von den muskellosen De abgelöst.

Die Vd machen vor ihrem Ventralabstieg im IX. Segment eine Art Schleife, d. h. die caudad ziehenden Vd knicken dorsad bzw. frontad um, ziehen bis zum Beginn des IX. Segments frontad, knicken abermals um und verlaufen dann schräg caudad in Richtung Penisbasis, und zwar lateral von dem bereits erwähnten caudad ziehenden Teil der Vd.

8. Ametropus eatoni Brodsky

Die Vd sind wie bei R. semicolorata in ihrem Angangsteil muskellos und ohne Epithel. Die Vs sind durch eine Engstelle in einen cranialen und caudalen Abschnitt unterteilt, ein Muskelsphinkter ist jedoch nicht vorhanden. Vom caudalen Vs-Abschnitt an sind die Vd von einer dünnen Längsmuskellage umgeben und besitzen ein ebenso dünnes Epithel. Im basalen

Teil der miteinander verschmolzenen Penes (Abb. 37 a - e) verschmelzen auch die Vd miteinander zu einer einzigen Röhre (Abb. 37 b - e). Kurz danach gehen sie in den muskellosen De über, der ein stärkeres Epithel besitzt. Die Verschmelzung der Ausleitungsgänge bleibt also bis zur Ausmündung an der Penisspitze erhalten. Die Ausleitungsgänge sind in ihrem ganzen Verlauf mit Spermien und etwas Sekret ausgefüllt.

9. Oligoneuriella rhenana Imhoff

Die aus den Testes hervorgehenden Ausleitungsgänge sind von hauchdünner Längsmuskulatur umgeben. Bereits beim Ventralabstieg der Ausleitungsgänge im IX. Segment beginnen die mit einer Intima versehenen De. Diese ziehen unter riesige, ab der Penisbasis vorhandene, vom lateralen zum medianen Teil des Penis ziehende Penismuskeln (M 34, Abb. 22 u. 38). Die De sind von kräftiger Längsmuskulatur (Lm, Abb. 38) umgeben, der noch eine dünne Ringmuskelschicht (Rm, Abb. 38) aufliegt.

Nach dem Ventralabstieg ziehen die De zunächst caudad, knicken dann um und kehren zum Beginn der Penisbasis zurück, um nach einem weiteren Knick wieder caudad in eine Art häutigen Penis zu ziehen, der durch den eigentlichen Penis zieht und caudal ein ganzes Stück aus diesem herausragt. Dieser "häutige Penis" stellt ein Rohr dar, das aus drei Schichten besteht, und zwar aus einer zellulären äußeren (a, Abb. 38) und zwei inneren nichtzellulären, chitinösen (b u. c, Abb. 39). Der laterale und ventrolaterale Anteil des eigentlichen Penis ist stark sklerotisiert, während der Rest häutig ist.

10. Habroleptoides modesta Hagen, Habrophlebia lauta Eaton, Leptophlebia vespertina L., Leptophlebia cupida Say und Thraulodes sp.

Die von den Testes durch einen kräftigen Muskelsphinkter abgegrenzten Ausleitungsgänge sind zunächst von sich allmählich ausdünnender Ringmuskulatur umgeben. Am Ende des IX. bzw. anfangs des X. Segments biegen die zunächst dorsolateral vom Darm gelegenen Ausleitungsgänge cranioventrad um

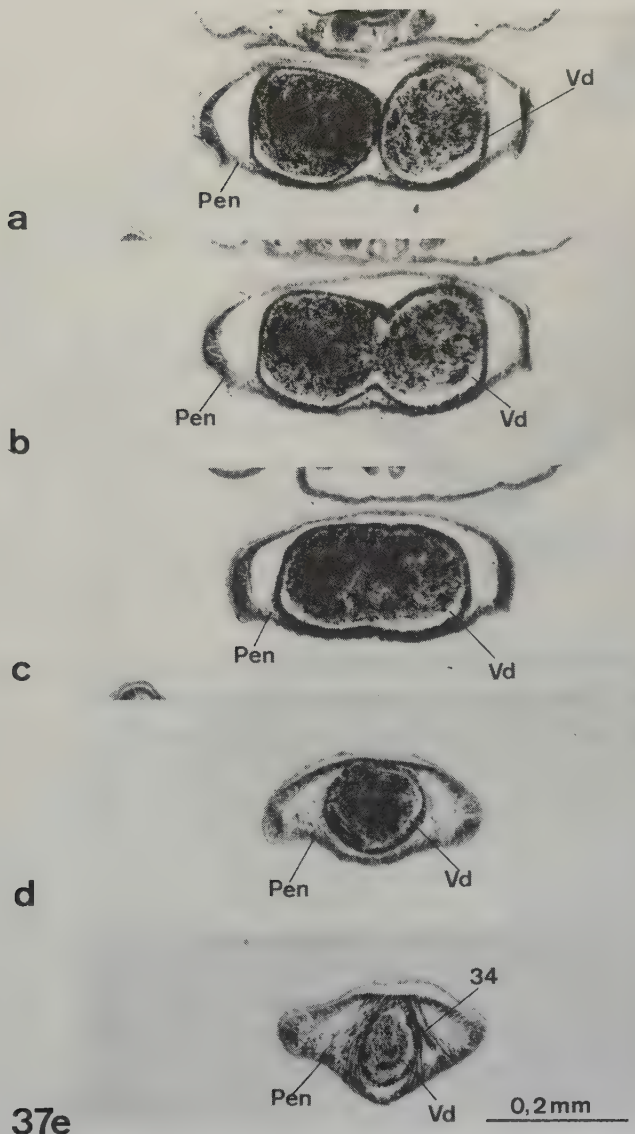


Abb. 37: Ametropus eatoni. Querschnittserie durch die miteinander verschmolzenen Penes.

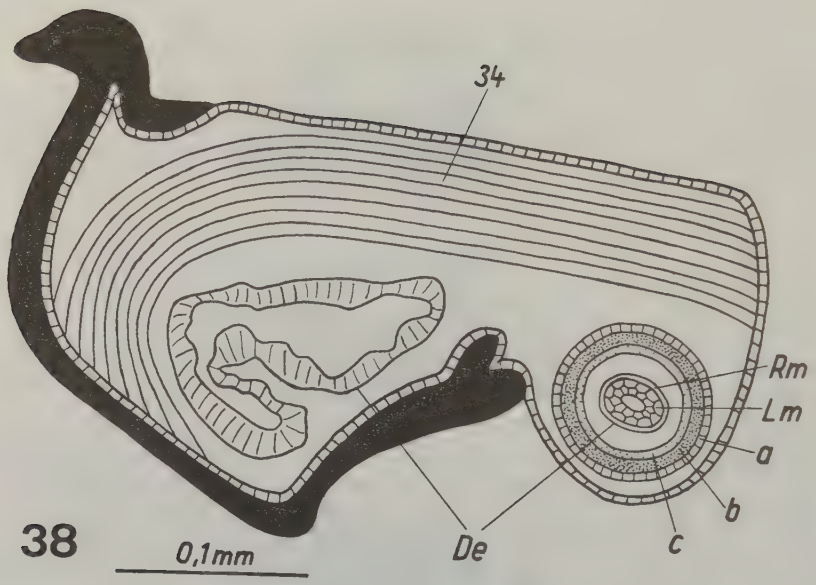


Abb. 38: Oligoneuriella rhenana. Schematischer Querschnitt durch den linken Penis im mittleren Bereich.

und ziehen dann caudad in Richtung Penes. Von diesem caudad verlaufenden Abschnitt an sind die Ausleitungsgänge von einem starken Ringmuskelkomplex (Spp, Abb. 39) umgeben, der sich caudad allmählich ausdünnt. Die De beginnen noch vor der Knickstelle der Penes und sind noch ein kurzes Stück weit mit Muskulatur versehen. Von dem Beginn des Ventralabstiegs der Ausleitungsgänge im IX. bzw. X. Segment an befinden sich in diesen bei H. modesta und H. lauta wabenähnlich angeordnete Sekretfäden, die mit Beginn der De verschwinden. Die Ausleitungsgänge sind überall mit geißellosen Spermatozoen und Sekretschollen (Abb. 39) ausgefüllt.

Bei L. vespertina und L. cupida fehlen die geschilderten Sekretfäden. Bei L. cupida sind von dem Ventralabstieg der Vd im IX. Segment an keine Spermatozoen mehr vorhanden, sondern nur noch Sekretschollen, und die Muskulatur ist netzartig angeordnet.

Von Thraulodes sp. lag nur schlechtes Material vor. Doch sind auch hier sowohl der von kräftigen Ringmuskeln umgebene Abschnitt der Ausleitungsgänge vorhanden als auch die geißellosen Spermien.

11. Cloeon dipterum L. und Centroptilum luteolum Müller

Die aus den Resten der Testes hervorgehenden Vd (Abb. 46 a) kommunizieren gleich im proximalen Teil kurz miteinander in Form eines muskulösen Querganges (Kom, Abb. 40 b u. c). Sie sind zunächst von kräftiger, netzartig angeordneter Muskulatur umgeben, die allmählich ausdünnt und von hauchdünner Ringmuskulatur abgelöst wird. Vom Beginn des zweiten Teils der Vs an ist wieder verstärkte, netzartige Muskulatur vorhanden, die sich distad abermals ausdünnt. Kurz vor Ende der reduzierten Penes gehen die Vd bei C. dipterum in die vereinigten De über. Diese sind muskellos. Bei C. luteolum bleiben die Ausführgänge getrennt. Die Vd besitzen ein Epithel und beinhalten Spermien, wobei im caudalen Vs-Abschnitt mehr Sekret vorhanden ist.

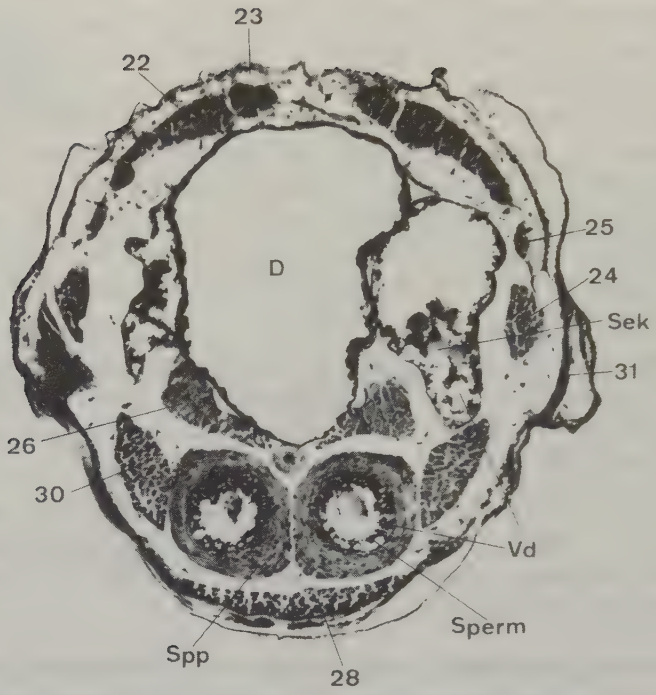


Abb. 39: Habrophlebia lauta. Querschnitt durch das Genitalsegment im Bereich der Spermapumpe.

12. Baetis rhodani Pictet, Baetis muticus L. und Callibaetis floridanus Banks.

Auch bei B. rhodani und B. muticus kommunizieren die Ausleitungsgänge im proximalen Bereich in Form eines muskulösen Querganges. Die zunächst vorhandene, netzförmige Muskulatur verliert sich sehr schnell, so daß die Ausleitungsgänge muskellos sind. Kurz vor der getrennten Ausmündung der Ausleitungsgänge beginnen die De, die ein kräftiges Epithel besitzen und ebenfalls muskellos sind.

Bei C. floridanus fehlt die craniale Kommunikation der Ausleitungsgänge. Zudem sind sie in ihrem ganzen Verlauf muskellos.

13. Ephemerella major Klapalek und Ephemerella ignata Poda.

Bei E. major sind die Vd von einer dünnen Ringmuskellage umgeben und von einem Epithel ausgekleidet. Der Vs-Bereich wird durch einen kräftigen Muskelsphinkter in zwei Abschnitte unterteilt. Im Basalteil der Penes kommt es zu einer wenige µm langen Kommunikation der Vd, nach der diese in die muskellosen De übergehen. Die Ausleitungsgänge beinhalten überall Spermien.

Auch bei E. ignata befindet sich zwischen den beiden Vs-Abschnitten ein kräftiger Muskelsphinkter. Zudem ist hier der caudale Teil der Vs gekammert und die Spermien sind größtenteils durch Sekret ersetzt. Die Vd besitzen ein Epithel, sind bis zum Muskelsphinkter von einer dünnen Ringmuskellage und danach von einer kräftigen Längsmuskelschicht umgeben. Die Vd gehen in die muskellosen De über ohne vorher miteinander zu kommunizieren.

14. Tricorythodes minutus Traver und Tricorythodes sp.

Die Ausleitungsgänge von T. minutus sind zunächst von einer hauchdünnen Längsmuskelschicht umgeben und besitzen ein dünnes Epithel. Sie beinhalten in ihrem ganzen Verlauf Spermien. Im Bereich der Penisbasis beginnen die muskellosen De.

Abb. 40: Centroptilum luteolum. Querschnittserie durch die Vd im Bereich der cranialen Kommunikation.

Bei Tricorythodes sp. sind die Ausleitungsgänge von einer mächtigen Längsmuskellage umgeben, die erst beim Eintritt in die proximal miteinander verschmolzenen Penes verschwindet. Auch vereinigen sich die Ausleitungsgänge im Bereich der Penisbasis miteinander. Ob diese Vereinigung bis zur Ausmündung erhalten bleibt und wo die De oder der De anfangen, konnte nicht festgestellt werden, da zu wenig und dazu noch schlecht fixiertes Material zur Verfügung stand.

15. Caenis

Es wurden jeweils mehrere Schnittserien von C. macrura, C. horaria und C. rivulorum angefertigt. Doch in keinem Fall waren sichere Aussagen über die Beschaffenheit der Ausleitungsgänge zu machen. Anscheinend waren deren Wände immer geplatzt, denn stets sah es so aus, als lägen die Spermatozoen frei in der Leibeshöhle, und zwar zunächst noch in zwei getrennten, lateral vom Darm liegenden Bereichen, die von der Penisbasis an zusammenfließen.

16. Baetisca rogersi Berner

Die Ausleitungsgänge sind von kräftiger Längsmuskulatur umgeben, um die noch ein dünner Ringmuskel gelagert ist. Bereits weit vor der Penisbasis beginnen die mit einem starken Epithel ausgekleideten De, die sich in der distalen Penishälfte zu einem unpaaren Ausgang vereinigen. Die Muskulatur dünnt sich zur Penisspitze hin allmählich aus.

17. Neoephemera youngi Berner

Die Ausleitungsgänge beinhalten Spermatozoen und sind bis zum Beginn des De im distalen Penisabschnitt von dünner Längsmuskulatur umgeben. Im Bereich der Penisbasis verschmelzen die beiden Ausleitungsggänge miteinander. Die Verschmelzung bleibt bis zur Ausmündung an der Penisspitze erhalten. Der De hebt sich deutlich vom Rest des unpaaren Ausleitungsgangs durch das andersartige Epithel und die Intima ab.

18. Ephoron album Say

Die zunächst muskellosen Ausleitungsgänge kommunizieren im Bereich der Penisbasis miteinander, ähnlich wie bei R. semicolorata. Nach Aufhebung der Kommunikation sind die Ausleitungsgänge von einer dünnen Längsmuskellage umgeben. Kurz vor der Ausmündung beginnen die muskellosen De.

19. Dolania americana Edmunds & Traver.

Die mit Spermien ausgefüllten Ausleitungsgänge kommunizieren im Bereich der Penisbasis miteinander wie bei R. semicolorata. Sie sind von einer hauchdünnen Ringmuskellage umgeben und besitzen ein dünnes Epithel. Erst im distalen Drittel der langgestreckten Penes beginnen die muskellosen De, die ein kräftiges Epithel besitzen und von einer Intima ausgekleidet sind.

20. Palingenia longicauda Olivier.

Im cranialen Bereich der Ausleitungsgänge sind diesen die Reste der Testes dorsal aufgelagert. Zunächst sind die Ausleitungsgänge von hauchdünner Längsmuskulatur umgeben und von einem faltigen Epithel ausgekleidet. Nachdem die Ausleitungsgänge ungefähr ein Drittel der Penes durchzogen haben, sind sie von einer dünnen, einschichtigen Ringmuskellage umgeben, die wiederum von einer etwa viermal so starken Längsmuskelschicht umgeben ist. Ein Epithel fehlt hier. Im distalen Penisabschnitt gehen die Ausleitungsgänge in die muskellosen, mit einem starken Epithel versehenen und von einer Intima ausgekleideten De über. Die Ausleitungsgänge beinhalten Spermien und Sekretschollen.

21. Potamanthus luteus L. & Potamanthus myops Walsh.

Die Vd sind in ihrer cranialen Hälfte von einer dünnen Längsmuskellage umgeben und von einem Epithel ausgekleidet. Sowohl die Längsmuskulatur als auch das Epithel verstärken sich im caudalen Teil der Vd erheblich. Die De sind muskellos und durchlaufen nur den distalen Penisabschnitt. Die Ausleitungsgänge sind überall mit Spermien gefüllt.

22. Ephemera danica Müller.

Die Vd sind in ihrem ganzen Verlauf von einer dünnen Ringmuskelschicht umgeben, besitzen ein Epithel und gehen im Bereich der Penisbasis in die muskellosen De über. Die Vs werden durch einen Muskelsphinkter in zwei Abschnitte unterteilt. Die Ausleitungsgänge sind von Spermatozoen ausgefüllt.

23. Hexagenia limbata occulta Walker und Hexagenia bilineata Say.

Die Vd besitzen ein auskleidendes Epithel und sind zunächst von dünner Ringmuskulatur umgeben, die sich beim Übergang in den caudalen Vs-Abschnitt verstärkt, im weiteren Verlauf jedoch wieder ausdünnt. Im Bereich der Penisbasis kommt es zu einer Kommunikation der Vd (Abb. 41 a). Hier beginnt sich die Ringmuskulatur gewaltig zu verstärken und nimmt kurz nachdem sich die Vd wieder getrennt haben ein vielfaches (5 - 10faches) der Dicke des auskleidenden Epithels an (Abb. 41 b, c). Im weiteren Verlauf der Ausleitungsgänge verdünnt sich die Ringmuskulatur wieder und verliert sich schließlich im distalen Abschnitt der De.

Bei H. bilineata besteht die gewaltige Eigenmuskulatur der Ausleitungsgänge im basalen Penisteil nicht nur aus Ringmusklen. Der innere Teil des Muskelkomplexes besteht hier aus kräftiger Längsmuskulatur.

IV. Ultrastrukturelle Untersuchungen an Spermatozoen von Siphlonurus aestivalis Eaton und Habrophlebia lauta Eaton.

Daß die Spermatozoen bei den verschiedenen Vertretern der Ephemeroptera recht unterschiedlich gestaltet sind, läßt sich bereits mit dem Lichtmikroskop feststellen. SOLDÁN (1979 b) unterscheidet danach vier Gruppen. Wie GRIMM (1977) feststellte, erscheinen die Spermien von H. lauta im Lichtmikroskop geißellos. Dies trifft nach SOLDÁN (1979 a, b) ebenso für die mitteleuropäischen Arten

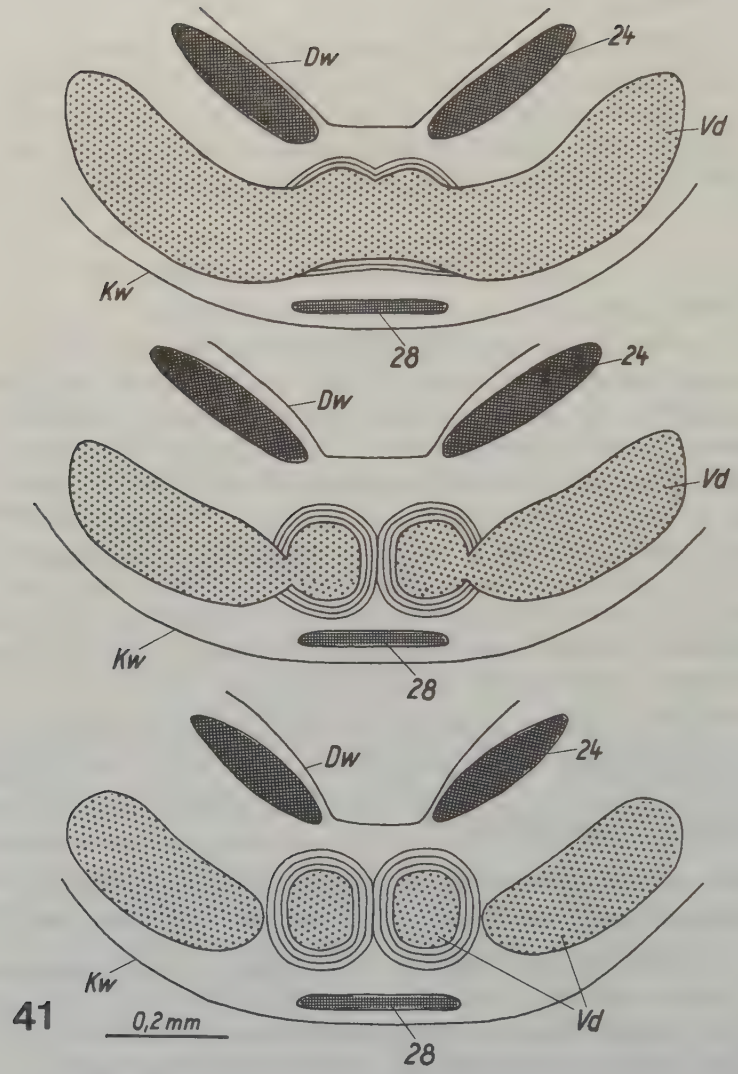


Abb. 41: Hexagenia limbata occulta. Schematische Querschnitte durch das Genitalsegment im Bereich der Kommunikation zwischen den Vd und der Spermapumpe.

Choroterpes picteti (Eaton), Leptophlebia marginata (L.), Paraleptophlebia cincta (Retzius), Paraleptophlebia submarginata (Stephens), Habroleptoides modesta (Hagen) und Habrophlebia fusca (Curtis) zu. Wie in Abschnitt III, 10 gezeigt wird, sind auch bei der in Nordamerika vorkommenden Art Leptophlebia cupida (Say) und einem Vertreter der Gattung Thraulodes aus Mexico die Spermatozoen geißellos.

Geißellose Spermatozoen kommen in verschiedenen Tierklassen vor. Innerhalb der Insecta sind solche, außer bei den Ephemeroptera, bei den Protura, Isoptera, Coccina und Diptera (BACCETTI 1972, DALLAI et al. 1974) zu finden.

Um zu prüfen, ob der Verlust der Geißel durch alternative Organelle ausgeglichen wird, wie dies beispielsweise bei der Zecke Amblyomma dissimili der Fall ist (REGER 1962), wurden die Spermatozoen von H. lauta elektronenmikroskopisch untersucht und mit denjenigen von S. aestivalis verglichen.

Ultrastrukturelle Untersuchungen an Ephemeropteren-Spermatozoen liegen bis jetzt von Cloeon dipterum (L.) (BACCETTI, DALLAI & GUSTI 1969) und Pentagenia vittigera, Hexagenia sp. und Tricorythodes sp. (PHILLIPS 1969) vor.

Die Spermatozoen von S. aestivalis zeigen das bereits bekannte und bis jetzt nur bei den Ephemeroptera festgestellte 9+9+0 Muster (Abb. 42). Der Aufbau von Kern, mitochondrialem Komplex und Flagellum erinnert an C. dipterum (vgl. BACCETTI et al. 1969). Unterschiede gegenüber C. dipterum bestehen vor allem in der Größe der Spermatozoen und im Aussehen der Kristallkörper (C, Abb. 42). Diese sind in Querschnitten nicht unmittelbar hinter dem mitochondrialen Derivat (M, Abb. 42) gelagert, sondern mehr lateral. Die Lageänderung bringt auch eine Gestaltsänderung der Kristallkörper mit sich. Der Außenrand ist konvex, der Innenrand konkav und der Hinterrand gerade, so daß sie wie halbierte Halbmonde aussehen. Bei C. dipterum liegen die Kristallkörper unmittelbar hinter dem mitochondrialen Derivat und sehen zusammen pfeilschwanzähnlich aus (BACCETTI et al. 1969). Dies trifft nach PHILLIPS (1969) auch für Tricorythodes sp. zu.

Ganz anders sehen die Spermatozoen von H. lauta aus, die bereits im Lichtmikroskop eine völlig abweichende Gestalt zeigen. Sie sind gleichmäßig gerundet, und ein Flagellum ist nicht zu erkennen. Der Kern weist eine im Zentrum befindliche, gut unterscheidbare helle Fläche auf. Elektronenmikroskopische Aufnahmen bestätigen die im Lichtmikroskop gefundenen Verhältnisse. Die Spermatozoen sind nahezu gleichmäßig gerundet (Abb. 43), und der Kern hat einen Durchmesser von ca. 1,5 µm. Er ist von einer ungefähr 167 Å dicken Membran umgeben, die dem elektronendichten Chromatin mehr oder weniger dicht anliegt. Im Zentrum befindet sich oft eine elektronentransparente Fläche unterschiedlichen Ausmaßes.

Die Spermatozoen von H. lauta erinnern im elektronenmikroskopischen Bild sehr stark an die Spermatozoen der Termite Reticulitermis lucifugus, bei der ebenfalls Geißel und Akrosom fehlen (BACCETTI et al. 1974). In einer leichten, schon im Lichtmikroskop erkennbaren Anschwellung an einem Polende des kugeligen Spermatozoons von R. lucifugus befinden sich die Mitochondrien und Centriolen. Nach den bisherigen Untersuchungen scheinen diese bei H. lauta zu fehlen. Endgültig kann dies jedoch erst nach Anfertigung von Serienschnitten geklärt werden.

Da alternative Organelle als Ersatz für den Verlust der Geißel fehlen, besitzen die Spermatozoen von H. lauta keine Eigenbeweglichkeit.

D. Auswertung der Ergebnisse und Diskussion

I. Äußere Morphologie der Abdomensegmente

Mit Ausnahme von Campsurus sp. sind bei allen hier untersuchten Vertretern der Ephemeroptera Penis (Pen, Abb. 3) und Penisplatte (Pa, Abb. 3) miteinander verwachsen. Bei Campsurus sp. ist der Penisarm ein Sklerit, das lateral mit dem Sternum IX verbunden ist und dessen Ende caudal frei hervorragt. Daran artikuliert der Penis. Eine ähnliche Ausbildung der äußeren männlichen Genitalien stellte BIRKET-SMITH (1971) bei Povilla adusta Navas fest. Ein wesentlicher Unterschied zwischen P. adusta und Campsurus sp. besteht

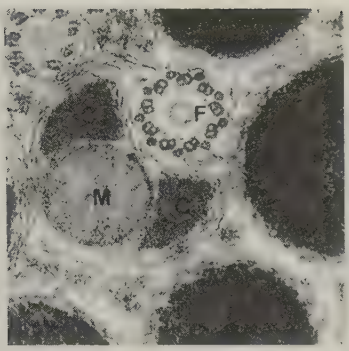


Abb. 42: Siphlonurus aestivalis. Querschnitt durch ein Spermatozoon, x 75 000.

Abb. 43: Habrophlebia lauta. Spermatozoon, x 60 000.

jedoch in der Lage des Gonoporus. BIRKET-SMITH (1971) betrachtet das proximale Sklerit als Gonocoxa (Pa, Abb. 4) und den distalen Teil als Gonostylus (Pen, Abb. 4) und nimmt an, daß die Penisplatten bzw. Penisarme der übrigen Ephemeroptera mit den Gonocoxae von P. adusta homolog sind. Eine Homologie der Gonostyli mit den Penes ist nach BIRKET-SMITH jedoch weniger sicher, da sich der Gonoporus bei P. adusta nicht am Gonostylus befindet, sondern an der Gonocoxa. Im Gegensatz dazu münden die Ausleitungsgänge bei Campsurus an der Spitze der Penes (Gonostyli) aus (Gp, Abb. 4).

Eine Ausnahme stellt Campsurus sp. auch in bezug auf die Styli dar, da diese direkt am Sternum IX ansetzen (Sty, Abb. 2), d. h. Gonocoxite fehlen. Eine andere Möglichkeit wäre, daß die Grundglieder der zweigliedrigen Styli den Gonocoxiten entsprechen und die eigentlichen Styli nur aus einem Glied bestehen. Doch konnte ein im Grundglied befindlicher M36 (Stylusmuskel), der letztere Annahme untermauern würde, nicht nachgewiesen werden.

Bei P. adusta (BIRKET-SMITH 1971) schließt sich lateral an das Tergum X ein Sklerit (Pleurit des XI. Segments) an. Ventral sind die Pleurite XI mit den Pleuriten des X. Segments verbunden, welche an das medioventrale Sternum X anschließen. Auch Reste des Sternums XI sind vorhanden. Bei keinem der untersuchten Vertreter der Ephemeroptera wurde ein derartiger Aufbau der postgenitalen Segmente gefunden. Doch könnte der in Abschnitt C. I. angesprochene breite laterale Anteil des Tergum X, wie er bei Campsurus, Ephoron, Palingenia und Oligoneuriella vorhanden ist, dem lateralen Sklerit P XI von P. adusta entsprechen. Eine Klärung könnte durch weitere Untersuchungen, hauptsächlich von Vertretern der Familie Polymitarcidae, erzielt werden, wobei vor allem ontogenetische Untersuchungen erfolgversprechend sein dürften.

II. Muskulatur der Abdomensegmente

SNODGRASS (1931) sah die Muskulatur der Ephemeroptera als die "wohl am meisten generalisierte" an und machte sie zur Grundlage seines allgemeinen Systems der Abdomenmuskulatur (SNODGRASS 1935). Doch weist ACHTELIG (1975) mit Recht darauf hin, daß den an der Basis stehenden Formen nicht unbesehen die Attribute "ursprünglich, generell gültig oder konservativ" zuzuschreiben sind, da es in deren Entwicklung genauso weitere Differenzierungen gegeben hat wie bei später auftretenden Ordnungen.

Die bei SNODGRASS (1933) gemachte Feststellung, daß die Muskulatur bei den Adulten und Larven gleich aussieht, wobei er sich auf DÜRKEN (1907) bezieht, ist nicht zutreffend. Während die Muskulatur der Adulten relativ einheitlich ist, treten bei den Larven wesentlich markantere Unterschiede auf (GRANDI 1962, EASTHAM 1958), was vermutlich auf die unterschiedlichen, spezialisierten Lebensweisen der Larven zurückzuführen ist. Wie aus GRANDI (1962) ersichtlich ist, unterscheidet sich die larvale Muskulatur z. T. erheblich von der der Imagines. So fehlen diesen die, bei vielen Larven vorhandenen, über mehrere Segmente ziehenden, intersegmentalen Muskeln.

Die Muskulatur der praegenitalen Segmente I bis VII ist oft weitaus schwächer ausgebildet als in den folgenden Segmenten, ja es können sogar Muskeln fehlen. Ab dem VII. bis VIII. Segment wird die Muskulatur kräftiger und in den Genital- und Postgenitalsegmenten ist sie immer sehr stark ausgebildet, was wahrscheinlich mit besonderen Aufgaben dieser Segmente bzw. Muskeln beim Hochzeitsflug und der dabei stattfindenden Begattung in Zusammenhang steht.

Tabelle 1 zeigt, welche Muskeln der einzelnen Segmente jeweils homolog sind. Die Homologisierung der Muskulatur der genitalen und postgenitalen Segmente erfolgt z. T. in Anlehnung an BIRKET-SMITH (1971). Die eingerahmten Muskeln sind vermutlich aus einem einzigen im Grundplan[a] vorhandenen Muskel hervorgegangen.

Tabelle 1.

Segment	VII	VIII	IX	X	XI
	1	12	22	37	
	2	13	23		
	3	14	24		
	4	15	25		
	5	16	26	38	
	6	17	27		
	7	18			
			28		
	8	19	29		
	9	20	31	39	43
	10	21	32	40	44
	11		34		41*
					42*
			30		
			33		
			36		

*M41 und M42 entsprechen nach BIRKET-SMITH (1971) der Kiemenmuskulatur der praegenitalen Segmente.

---

[a]Fußnote zu S. 77

In der phylogenetischen Systematik gehören zum Grundplan einer Gruppe alle Merkmale (plesiomorphe und apomorphe), die man der gemeinsamen Stammart zuschreiben kann. Durch die Wechselbeziehung zwischen genealogischer Verwandtschaft und Grundplan, liegt letzterer jedoch erst dann endgültig vor, wenn die genealogischen Beziehungen innerhalb der Gruppe bekannt sind, d. h. stellt sich aufgrund neuer Erkenntnisse heraus, daß die bisher angenommenen genealogischen Beziehungen der Gruppe zu ändern sind, führt dies in der Regel auch zu Änderungen im Grundplan und umgekehrt. So ist der in Abb. 44 dargestellte vermutliche Grundplan der abdominalen Muskulatur als vorläufig anzusehen, zumal die Klärung der phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Ephemeroptera, trotz zahlreicher Bemühungen (vgl. DEMOULIN 1958, 1961; EDMUNDS 1973; McCAFFERTY 1975; McCAFFERTY & EDMUNDS 1979; KOSS & EDMUNDS 1974; LANDA 1973; RIEK 1973; TSHERNOVA 1970), bis heute noch zu keinem eindeutigen Ergebnis geführt hat.

1. Muskulatur des VII. Abdomensegments

Nach dem vermutlichen Grundplan (Abb. 44) sind ursprünglich nur die beiden dorsalen Längsmuskeln M1 und M3 vorhanden. Dies ist bei Campsurus (Abb. 9) der Fall. M2 ist sicherlich ein Derivat von M1 und fehlt auch noch bei Dolania (Abb. 14). Bei allen anderen untersuchten Arten ist M2 vorhanden. M1 bildet bei Campsurus, Palingenia, Potamanthus, Dolania, Hexagenia, Ephemera, Oligoneuriella, Isonychia, Callibaetis, Cloeon und Centroptilum (Abb. 9, 10, 13, 14, 15, 16, 21, 23, 27) noch einen einheitlichen Komplex. Bei Siphlonurus, Siphloplecton, Rhithrogena, Ecdyonurus, Leptophlebia, Habroleptoides und Ephemerella (Abb. 17, 24, 25, 28, 29, 30) ist M1 in einen breiteren dorsalen und einen schmäleren ventralen Teil gespalten.

Der bei Potamanthus, Dolania, Hexagenia, Ephemera, Siphlonurus, Isonychia, Siphloplecton, Rhithrogena, Leptophlebia und Habroleptoides (Abb. 13, 14, 15, 16, 17, 23, 24, 25, 28, 29) vorhandene M4 ist wohl durch Aufspaltung des M3 entstanden.

M5 stellt das ventrale Pendant zu M1 dar. In seiner ursprünglichen Form ist M5 nur noch bei Campsurus und Ephemerella (Abb. 9, 30) vorhanden. Wie von M1 hat sich auch von M5 ein Muskel abgegliedert, nämlich M6, der bei allen restlichen untersuchten Arten vorhanden ist. Zusätzlich hat sich bei Palingenia, Potamanthus, Hexagenia, Ephemera, Siphlonurus, Siphloplecton, Rhithrogena, Ecdyonurus, Callibaetis, Cloeon, Centroptilum, Leptophlebia und Habroleptoides (Abb. 10, 13, 15, 16, 17, 24, 25, 28, 29) noch der M7 abgegliedert, der caudolateral vom Ganglion beginnt und parallel zu den Konnektiven zum cranialen Rand des folgenden Sternum zieht. M6 entspricht dem "Musculus ventralis primus, vlm_1" bei DÜRKEN (1907) und ist laut DÜRKEN sowohl bei den Larven als auch bei den Imagines von Ephemerella ignata vorhanden. Doch fehlt dieser Muskel nicht nur bei den Imagines, sondern auch bei den Nymphen von E. ignata, wie aus GRANDI (1962) ersichtlich ist.

M8 ist nahezu überall gleichartig ausgebildet. Der sicherlich zum Grundplan gehörende Muskel fehlt bei Rhithrogena, Ecdyonurus und Ephemerella. Bei Potamanthus (Abb. 13) hat M8 seine Funktion als schräger Dorsoventral-Muskel verloren. Hier ist die Insertio dorsad verlagert, so daß M8, der kurz hinter dem craniolateralen Rand des Tergum beginnt, zum craniolateralen Rand des folgenden Tergum zieht und nicht wie gewöhnlich zum craniolateralen Rand des folgenden Sternum.

In den kiementragenden Segmenten wird bei den Larven einiger Ephemeroptera der dem M9 entsprechende Dorsoventral-Muskel durch eine Tracheenverzweigung zweigeteilt (DÜRKEN 1907). Diese Zweiteilung bleibt bei den männlichen Imagines von Campsurus, Palingenia, Dolania und Potamanthus (Abb. 9, 10, 13, 14) erhalten.

M10, der nach BIRKET-SMITH (1971) als Stigmenschließer fungieren dürfte, ist bei allen untersuchten Arten vorhanden und zeigt keine wesentlichen Unterschiede zwischen den einzelnen Arten.

M11 ist bei Campsurus, Palingenia, Potamanthus, Dolania, Oligoneuriella (Abb. 9, 10, 13, 14, 21) und, wie Schnittserien zeigten, auch bei Ephoron vorhanden. Nach GRANDI (1962) ist der Muskel bei den Subimagines von Ologoneuriella noch vorhanden, fehlt aber bei den Imagines. Eine Reduzierung von M11 während des Subimaginalstadiums ist schon wegen dessen kurzer Dauer unwahrscheinlich. Das Subimaginalstadium dauert bei Oligoneuriella nur wenige Minuten, und die Umwandlung zur Imago erfolgt im Fluge, wobei die Flügel gar nicht mehr gehäutet werden. Wie der zweigeteilte M9 ist auch M11 ein Relikt aus dem Larvenstadium, in dem er stets vorhanden ist: DÜRKEN (1907: musculus branchialis-sternalis primus bis tertius, km_1 bis km_3), EASTHAM (1958: abductor muscle, Ab.M.), GRANDI (1962: muscolo tergo-sternali longitudinali esterni, LE bzw. muscoli tergo-sternali supplementari, TSS) und BIRKET-SMITH (1971: M. adductor branchialis = anterior pleural muscle, g). Der bzw. die M11 entsprechenden Muskeln stehen bei den Larven direkt mit den Kiemen in Verbindung und sind für deren Bewegung

verantwortlich. Da bei den Imagines keine Kiemen mehr vorhanden sind, ist auch der M11 in den meisten Fällen reduziert worden. In den wenigen Ausnahmen, in denen M11 bei den Imagines erhalten blieb, ist seine Funktion unbekannt. Bei den Imagines von Ephemerella und Centroptilum ist im Gegensatz zu den Angaben bei DÜRKEN (1907) und SNODGRASS (1933), der diese Angaben von DÜRKEN übernommen hat, keine Kiemenmuskulatur mehr vorhanden.

2. Muskulatur des VIII. Abdomensegments

M12, M13, M14, M15, M16, M17, M18, M19 und M21 sind mehr oder weniger wie die entsprechenden Muskeln (s. Tabelle 1) des VII. Segments ausgebildet. Bei Rhithrogena und Ecdyonurus (Abb. 25) ist der in den vorhergehenden Segmenten fehlende schräge Dorsoventral-Muskel (M8, VII) im VIII. Segment (M19) vorhanden. Bei Campsurus, Palingenia, Potamanthus und Dolania (Abb. 9, 10, 13, 14) fehlt der dem M11 entsprechende Muskel. Wie bei DÜRKEN (1907), EASTHAM (1958) und GRANDI (1962) ersichtlich ist, fehlt der dem M11 entsprechende Muskel auch im VIII. Segment der Larven, denn da das VIII. Segment kiemenlos ist, sind auch keine Kiemenmuskeln vonnöten. Ferner ist bei Campsurus, Palingenia, Potamanthus und Dolania (Abb. 9, 10, 13, 14) der M20 (≙ M9, VII) einteilig. Bei Palingenia kann man M14 und M15 unterscheiden.

3. Muskulatur des IX. Abdomensegments

Eine Homologisierung der Muskeln der Segmente IX bis XI mit den Muskeln der praegenitalen Segmente erweist sich vielfach als sehr schwierig oder überhaupt nicht durchführbar. Vermutlich haben aus diesem Grunde die meisten Autoren die Muskulatur des Genitalsegmentes und der Postgenitalsegmente völlig vernachlässigt oder aber nur z. T. mit in Betracht gezogen. Erstmals versuchte BIRKET-SMITH (1971) eine Homologisierung der Muskulatur der letzten drei Abdomensegmente mit der Muskulatur der praegenitalen Segmente durchzuführen.

Bei M22, M23, M24 und M25 sind keine wesentlichen Unterschiede gegenüber den entsprechenden Muskeln (s. Tabelle 1) der vorhergehenden Segmente festzustellen.

Die Muskeln M26 und M27 sind vermutlich aus einem Muskel hervorgegangen, der dem ursprünglichen M5,VII bzw. M16,VIII entspricht. Wie schon in den vorhergehenden Segmenten zeigt dieser ursprüngliche Muskel Tendenzen zur Aufspaltung. Auf eine Homologie von M26 mit M5 und M16 sowie von M27 mit M6 und M17, weist außer der Gestalt (z. B. Abb. 14) vielfach auch die unterschiedliche Färbbarkeit der Muskeln bei Färbung mit Borax-Carmin hin, d. h. die Intensität der Färbung ist jeweils bei den Muskeln M5, M16 und M26 bzw. M6, M17 und M27 gleich. Geht man von dieser Homologie-Annahme aus, so kann man folgende drei Fälle unterscheiden: a) bei Campsurus und Ephemerella (Abb. 9, 30) haben wir den ursprünglichen Zustand, d. h. es ist, wie schon in den vorhergehenden Segmenten, nur ein ventraler Längsmuskel vorhanden, nämlich M26; b) bei Palingenia, Dolania, Isonychia, Rhithrogena, Callibaetis, Cloeon, Centroptilum, Leptophlebia, Hexagenia und Ephemera (Abb. 10, 14, 15, 16, 23, 25, 27, 28) sind, wie in den praegenitalen Segmenten, zwei ventrale Längsmuskeln vorhanden, nämlich M26 und M27; c) bei Potamanthus, Oligoneuriella, Siphlonurus, Siphloplecton und Habroleptoides (Abb. 13, 17, 22, 24, 29) ist nur M26 (≙ M5,VII u. M16,VIII) vorhanden. Ein dem M6,VII bzw. M17,VIII entsprechender Muskel fehlt.

Der im vermutlichen Grundplan fehlende M28 wurde, außer bei Campsurus, bei allen untersuchten Vertretern der Ephemeroptera festgestellt. Welchem bzw. welchen Muskeln der praegenitalen Segmente M28 homolog ist, ist fraglich. Doch ist es möglich, daß M28 ebenfalls ein Derivat des ursprünglichen, noch nicht aufgespaltenen ventralen Längsmuskels ist. So könnte M28 den Muskeln M6 + M7 bzw. M17 + M18 der praegenitalen Segmente entsprechen, wofür z. B. die Tatsache spricht, daß M28 bei Palingenia, Potamanthus. Siphlonurus, Siphloplecton und Leptophlebia (Abb. 10, 13, 17, 14, 28) besonders breit ist. Hierbei fällt auf, daß bei diesen Gattungen M27 fehlt, mit Ausnahme von Palingenia (Abb. 10). Dennoch sprechen gerade auch die Verhältnisse bei Palingenia dafür, daß sowohl M27 als auch M28 dem M17 bzw. M6 homolog

sind, denn M27 und M28 färben sich bei Behandlung mit Borax-Carmin gleich und unterscheiden sich darin erheblich von M26.

Der schräge Dorsoventral-Muskel M29 ist bei Campsurus, Rhithrogena, Ecdyonurus, Leptophlebia, Habroleptoides und Ephemerella (Abb. 9, 25, 28, 29, 30) reduziert worden. Bei den Nymphen von Ecdyonurus venosus ist der dem M29 entsprechende Muskel noch vorhanden (GRANDI 1962: muscolo tergosternale longitudinale interno, LI).

M31 und M32 sind mit geringfügigen Abweichungen überall gleich und mehr oder weniger wie die homologen Muskeln (s. Tabelle 1) des VIII. Abdomensegments ausgebildet.

M30 und M33 scheinen für die Bewegung der Penes verantwortlich zu sein und sind bei allen untersuchten Vertretern der Ephemeroptera vorhanden. M33 ist mit geringfügigen Abweichungen überall gleich. M30 ist bei Campsurus (Abb. 9) noch ein flächiger, fächerartig ausgebildeter Muskel, der sowohl vom cranialen, craniolateralen als auch lateralen Rand des Sternum ausgehend zur Penisbasis zieht. Bei den restlichen Gattungen ist M30 ein mehr oder weniger stark ausgebildeter Muskel, der seinen Ursprung am cranialen oder lateralen Rand des Sternum hat (z. B. Abb 10, 16, 24). Extrem stark ist M30 bei Oligoneuriella ausgebildet (Abb. 22).

Der Penismuskel M34 ist bei den meisten Vertretern der Ephemeroptera vorhanden und gehört wohl auch zum Grundplan. Bei Callibaetis, Cloeon, Centroptilum, Leptophlebia, Habroleptoides und Ephemera (Abb. 27, 28, 29, 16) fehlt M34. Wie LEVY (1948: penial muscle, P.MSC.) angibt, haben die Penismuskeln bei der Subimago und Imago von Siphlonurus quebecensis Provancher ihren Ursprung an der Wand des IX. Sternum. Da mir S. quebecensis nicht vorlag, konnte diese Beobachtung nicht nachvollzogen werden. Für alle hier untersuchten Arten mit Penismuskel trifft der von LEVY gemachte Befund jedoch nicht zu, auch nicht für die Vertreter der Gattung Siphlonurus. Möglich wäre, daß LEVY die beiden Muskeln M30 und M34 als einen einzigen Muskel betrachtete, da M34 bei den Siphlonurus-

Arten unmittelbar in Verlängerung von M30 an der Penisbasis beginnt.

Bei Campsurus sp., wo Penis und Penisarm noch gelenkig miteinander verbunden sind (s. a. Abschnitt D. I.), zieht M34 vom cranialen Rand des Penisarms zum cranialen Rand des Penis (Abb. 9). M34 scheint also ursprünglich für die Bewegung des Penis verantwortlich gewesen zu sein. Nach dem Verschmelzen von Penisarm und Penis erfolgte ein Funktionswechsel. M34 spielt nun eine wichtige Rolle beim Spermatransfer (s. Abschnitt D. IV.).

Der Stylus-Muskel M36 fehlt nur bei Campsurus sp., was auf das Fehlen der Gonocoxite zurückzuführen ist (s. a. Abschnitt D. I.). Bewegt werden die Styli vermutlich durch den Muskel M30, von dem einige Fasern am Basalglied der Styli zu inserieren scheinen. Dies konnte jedoch nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden.

Die Muskulatur von Campsurus zeigt weitgehende Übereinstimmung mit der von Povilla adusta (vgl. BIRKET-SMITH 1971). Aufgrund der Innervation homologisiert BIRKET-SMITH den Muskel h_9 ≙ M30 mit den Dorsoventral-Muskeln h_7 ≙ M10 und h_8 ≙ M21 der vorhergehenden Segmente. Doch ist bei Campsurus, wie bei allen anderen untersuchten Gattungen, auch im IX. Segment ein normal verlaufender Dorsoventral-Muskel (M32, Abb. 9) vorhanden. Den Muskel g_9 (≙ M34 bei Campsurus) homologisiert BIRKET-SMITH mit dem Rest des larvalen Kiemenmuskels g (≙ M11 bei Campsurus) der praegenitalen Segmente. In den praegenitalen Segmenten von P. adusta kommen nach BIRKET-SMITH außer den Dorsoventral-Muskeln, die M9,VII und M10,VII bzw. M20,VIII und M21,VIII entsprechen, noch ein weiterer vor, und zwar handelt es sich um einen recht kleinen Muskel (BIRKET-SMITH 1971: dorso-pleural muscle, e), der caudal vom lateralen Rand des Tergum in die Nähe des ventralen Randes der Pleuralfläche zieht. Dieser Muskel verbindet im IX. Segment die ventrocaudale Ecke des Tergum IX mit der Gonocoxa (Penisbasis), d. h. er entspricht M33.

4. Muskulatur des X. und XI. Abdomensegments

Auch die Muskulatur der postgenitalen Segmente weist zwischen den verschiedenen Gruppen einige Unterschiede auf. Ob die jeweils mit der gleichen Nummer versehenen Muskeln der einzelnen Arten tatsächlich miteinander homolog sind, ist nicht sicher.

M37 ist ein meist schwach ausgeprägter Muskel, der bei Campsurus (Abb. 5) aus zwei Teilen besteht. Der eine Teil hat seinen Ursprung am cranialen Rand des Tergum X, und der andere entspringt im caudalen Drittel des Tergum X. Beide ziehen zum dorsomedialen Teil der Cercusbasis. Bei allen anderen untersuchten Arten entspringt M37 am cranialen Rand des Tergum X und inseriert am Tergum XI (Abb. 7).

M38, der als Antagonist von M39 fungieren dürfte, ist halbringförmig um den Anus gelagert (Abb. 6, 8) und zeigt keine Unterschiede zwischen den einzelnen Arten.

M39 ist ursprünglich ein mehr oder weniger einheitlicher Muskel (Abb. 6). Dies ist bei Campsurus, Palingenia, Potamanthus und Dolania der Fall. Bei den restlichen Gattungen zeigt sich eine Tendenz zur Aufspaltung des Muskels (Abb. 8).

M40 dürfte aufgrund seiner Lage mit den Muskeln M10, M21 und M32 zu homologisieren sein. Dafür sprechen auch die bei GRANDI (1962, Fig. IX,2: muscolo tergosternali anteriori, TSA) für die Nymphe von Ecdyonurus venosus gemachten Angaben. M10, M21 und M32 fungieren wohl als Stigmenschließer. Da im Segment X keine Stigmen mehr vorhanden sind, ist M40 bei den meisten Gattungen reduziert worden. Erhalten blieb M40 außer bei Siphlonurus, Isonychia, Siphloplecton, Rhithrogena, Ecdyonurus, Callibaetis, Cloeon und Centroptilum (Abb. 17, 23, 24, 25, 27) auch bei Ameletus, Parameletus, Coloburiscoides, Epeorus, Stenacron, Stenonema, Pseudiron und Baetis, wie anhand von Serienschnitten festgestellt werden konnte.

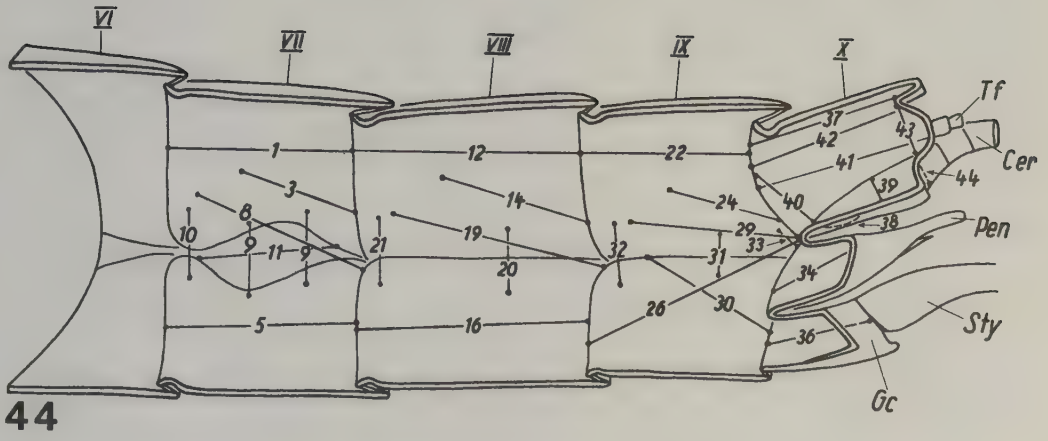
M41 ist ein breiter, kräftiger Muskel, der ursprünglich am lateralen Teil des cranialen Randes des Tergum X entspringt und zur lateralen Cercusbasis zieht. Manchmal hat ein Teil des Muskels seinen Ursprung dorsolateral am Tergum,

so z. B. bei Palingenia und Siphloplecton (Abb. 24). Bei Siphlonurus und Isonychia (Abb. 17, 23) entspringt der ganze Muskel dorsolateral am Tergum.

M42 entspringt bei den meisten Arten am cranialen Rand des Tergum X und zieht zum medialen Teil der Cercusbasis. Bei Siphlonurus aestivalis (Abb. 17) hat sich der Ursprung von M41 caudad verschoben, d. h. M41 entspringt nach ungefähr einem Drittel des Tergum, dorsal an diesem. Bei Leptophelbia (Abb. 28) und Habroleptoides (Abb. 29) hat sich M41 in einen lateralen und medialen Teil aufgespalten. Beide Teile haben ihren Ursprung am cranialen Rand des Tergum, der mediale dorsolateral und der laterale ventrolateral.

M43 und M44 sind in allen Fällen gleich.

Eine Homologisierung der postgenitalen mit der praegenitalen Muskulatur wurde bis jetzt nur von BIRKET-SMITH (1971) an P. adusta aufgrund der Innervierung durchgeführt. Vergleicht man Campsurus sp. mit P. adusta, so ergibt sich Folgendes: M37, M38 und M39 sind dem X. Segment und M41, M42 und M43 sind dem XI. Segment zuzuordnen (s. a. Tabelle 1). M37 ist den Muskeln M1, M12, M22 der vorausgehenden Segmente homolog. M39 und M43 entsprechen den Tergosternal-Muskeln M9, M20 und M31. M41 und M42 entsprechen den beiden Kiemenmuskeln, wobei laut BIRKET-SMITH nicht festzustellen ist, welcher welchem homolog ist. Bei Campsurus sp. ist in den praegenitalen Segmenten der Imagines sowieso nur noch einer der beiden Kiemenmuskeln erhalten geblieben. Schließlich ist der in der Basis der Cerci befindliche Dorsoventral-Muskel M44 den Muskeln M10, M21 und M32 gleichzusetzen. Der halbringförmig um den Anus gelagerte M38 entspräche den Muskeln M6 und M17 der praegenitalen Segmente, doch sind diese Muskeln bei Campsurus sp. noch gar nicht ausgebildet.



44

Abb. 44: Schematische Medianansicht des Abdomenendes mit den im vermutlichen Grundplan der Ephemeroptera vorhandenen Muskeln.

Tabelle 2. Die Muskeln der Abdomensegmente VII - XI

	Muskel M:																				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Siphlonurus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Siphloplecton	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Callibaetis	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+
Cloeon	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+
Centroptilum	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+
Oligoneuriella	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+
Isonychia	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+
Ecdyonurus	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Rhithrogena	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Leptophlebia	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Habroleptoides	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ephemerella	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	-	+	+	+	-	+	-	-	-	+	+
Dolania	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+
Potamanthus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ephemera	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+
Hexagenia	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+
Palingenia	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Campsurus	+	-	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	-	+	-	+	-	-	+	+	+

Tabelle 2. (Forts.)

	Muskel M:																					
	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	36	37	38	39	40	41	42	43	44
Siphlonurus	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Siphloplecton	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Callibaetis	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cloeon	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Centroptilum	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Oligoneuriella	+	+	+	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+
Isonychia	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ecdyonurus	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Rhithrogena	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Leptophlebia	+	+	+	+	+	-	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+
Habroleptoides	+	+	+	+	+	-	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+
Ephemerella	+	-	+	-	+	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+
Dolania	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+
Potamanthus	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+
Ephemera	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+
Hexagenia	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+
Palingenia	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+
Campsurus	+	-	+	-	+	+	-	-	+	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+

III. Die männlichen Ausleitungsgänge

Ob es sich bei den paarigen Geschlechtsöffnungen um ein ursprüngliches oder abgeleitetes Merkmal handelt, ist nach HENNIG (1969) sowohl bei den Weibchen als auch bei den Männchen fraglich. Das Fehlen eines Ovipositors sieht HENNIG (1969) als abgeleitetes Merkmal, da ein solcher Ovipositor sicherlich im Grundplan der Palaeoptera und Pterygota vorhanden war. Daher neigt HENNIG (1969) zu der Annahme, daß die paarigen Geschlechtsöffnungen der Weibchen zwischen dem VII. und VIII. Abdominalsternit ein abgeleitetes Merkmal darstellen, und die Entstehung eines unpaaren Gonoducts bei den Weibchen der Ephemeroptera sekundär unterdrückt worden ist. Dies gilt nach HENNIG (1969) vielleicht auch für die Männchen.

Ansonsten werden die männlichen Ausleitungsgänge der Ephemeroptera allgemein als primitiv oder ursprünglich (z. B. NEEDHAM et al. 1935, QADRI 1940, DESPAX 1949, ILLIES 1968, MATSUDA 1976, RICHARDS & DAVIES 1977, SOLDÁN 1979 c) bewertet, weil sie nach allen bisherigen Befunden keine Anhangsdrüsen besitzen und getrennt ausmünden. So steht z. B. bei NEEDHAM et al (1935): "The most remarkable thing about the reproductive organs of mayflies is their primitive nature. There are no accessory glands, and the genital ducts retained their paired condition in both sexes, each duct opening to exterior separatly." Auf eine Spezialisierung der Gonoducte innerhalb der Ephemeroptera machte erstmals SCHLEE (1969) aufmerksam.

1. Verschmelzungstendenzen bei den männlichen Gonoducten

Anhangsdrüsen fehlen auch bei allen hier untersuchten Ephemeroptera, doch münden bei einigen Arten die Ausleitungsgänge nicht getrennt aus, sondern vereinigen sich zu einem unpaaren Endabschnitt. Dies ist bei Ametropus eatoni, Cloeon dipterum, Neoephemera youngi und Baetisca rogersi der Fall. Bei Ametropus und Neoephemera erfolgt die Vereinigung bereits im Bereich der Vd, während sich bei Cloeon und Baetisca erst die De vereinigen. Dies bedeutet, daß bei den ersteren,

ähnlich wie bei den Arachnida, ein Ductus conjunctus vorhanden ist, wie SNODGRASS (1936) den unpaaren Teil der mesodermalen Vd bezeichnet.

Unpaare Geschlechtsausführgänge waren bis jetzt nur von wenigen Ephemeroptera-Weibchen bekannt. HEINER stellte 1915 fest, daß die zunächst paarigen Oviducte von Habrophlebia fusca sich im VII. Segment plötzlich zu einem unpaaren Gang vereinigen, der oberhalb der Eiklappe ausmündet. Mit diesem Verschmelzen der Oviducte ist eine Tendenz zur Ausbildung der Subgenitalplatte als Ovipositor verbunden (MORRISON 1919, BRINCK 1957). Auch bei den Männchen können die Gonoducte nur dann zu einem unpaaren Gang verschmelzen, wenn auch die ursprünglich paarigen Penes sich zu einem einheitlichen Begattungsorgan zusammenlagern oder die Penes nahezu völlig reduziert sind, wie dies bei Cloeon dipterum der Fall ist. Daher erwies sich HEINERs (1915) Vermutung, daß bei Habrophlebia fusca und H. lauta sicherlich auch die männlichen Gonoducte unpaar sind, als unrichtig.

Daß Verschmelzungstendenzen, d. h. Kommunikationen zwischen den beiden Ausleitungsgängen, im caudalen Bereich vorhanden sein können, ist bereits bekannt. Solche Kommunikationen stellten PALMÉN (1884) bei Polymtarcis* virgo, LEVY (1948) bei Hexagenia limbata occulta und SCHLEE (1969) bei Rhithrogena semicolorata fest. Auch bei Hexagenia bilineata (Abb. 41a), Dolania americana, Ephoron album, Epeorus vitreus, Tricorythodes sp. und Ephemerella major kommunizieren die Vd miteinander im Bereich der Penisbasis.

Ähnlich sind auch die Vd bei Trichatelura manni (Nicoletiidae, Zygentoma) gestaltet (TORGERSON & AKRE 1969), bei der die ansonsten paarigen Gonoducte sich ebenfalls im distalen Bereich kurz vereinigen. Wie bei den Ephemeroptera herrscht auch bei den Zygentoma keine Einheitlichkeit vor, d. h. die Gonoducte können sehr verschiedenartig gestaltet sein und sowohl paarig als auch unpaar ausmünden (MATSUDA 1976).

Wie SCHLEE (1969) bei Cloeon sp. festgestellt hat, können die Vd auch im cranialen Bereich, d. h. unmittelbar

*Ephoron (PUTHZ 1978)

hinter den Resten der Testes kommunizieren (Abb. 40 b, c). Eine derartige Kommunikation ist bei allen untersuchten Vertretern der Baetidae (Cloeon dipterum, Centroptilum luteolum, Baetis rhodani, Baetis muticus) vorhanden, mit Ausnahme von Callibaetis floridanus.

2. Der Ductus ejaculatorius

Aufgrund der ontogenetischen Herkunft lassen sich bei den Ausleitungsgängen zwei Abschnitte unterscheiden, nämlich die mesodermalen Vd und die ektodermalen De. Histologisch unterscheiden sich die letzteren von den Vd dadurch, daß sie von einer feinen Chitinlamelle, der Intima ausgekleidet sind und meist auch ein wesentlich kräftigeres Epithel (Abb. 33) besitzen. Die De bilden den kürzeren Endabschnitt der Ausleitungsgänge und beginnen in den meisten Fällen innerhalb der Penes. Dies trifft für alle untersuchten Arten zu, mit Ausnahme von Oligoneuriella rhenana und Baetisca rogersi, bei denen die De bereits weit vor der Penisbasis im IX. Segment beginnen. Bei Ametropus eatoni, Ephemerella major, Ephemerella ignata, Tricorythodes minutus, Ephemera danica und Rhithrogena semicolorata beginnen die De im Bereich der Penisbasis, während sie bei den restlichen untersuchten Arten erst in der distalen Hälfte der Penes beginnen, in einigen Fällen sogar erst kurz vor der Ausmündung.

PALMÉN (1884) stellt fest, daß die Ausleitungsgänge bis auf die Mündungslippen keine Intima besitzen. Er definiert die De folgendermaßen: "Immerhin aber bleibt, wenn auch nicht der ganze Penisabschnitt, so doch das Endstück desselben eng. Diese beiden Endabschnitte können dann als zwei selbstständige Ductus ejaculatorii bezeichnet werden." Nach PALMÉNs (1884) Ansicht sind die De also mesodermaler Herkunft. Dieser Meinung schließt sich DRENKELFORT (1910) an. NEEDHAM et al. (1935) betrachten bereits den gekammerten Teil der Vs (Abb. 34, 35) als De und bezeichnen ihn als "coiled part", im Gegensatz zum "non-coiled" Endabschnitt des De. Eine Intima scheinen NEEDHAM et al. (1955) nicht festgestellt zu haben, jedenfalls wird vom Vorhandensein einer solchen nichts erwähnt.

Schließlich stellt QADRI (1940) fest, daß bei Rhithrogena und Heptagenia die ektodermal entstehenden De die ganze Länge der Penes durchziehen und sich dann mit den Vd verbinden. Diese De, die bei Ephemera und Cloeon sehr kurz sind, weil sie bei Ephemera bereits im Basisbereich der Penes ausmünden und weil bei Cloeon die Penes reduziert sind, sind von einer Chitinschicht ausgekleidet. Laut BRINCK (1957) wurde die Feststellung PALMÉNs (1884), daß die De mesodermal sind, bereits von WHEELER (1893) korrigiert. Seit QADRI (1940) geben nahezu alle Autoren (LEVY 1948, WISLEY 1965, GRIMM 1977, SOLDÁN 1979c) an, daß die De Ende des IX. Segments bzw. anfangs der Penes beginnen. Nur SCHLEE (1969) bemerkt, daß bei Rhithrogena semicolorata der ektodermale De erst im distalen Penisabschnitt beginnt. Geht man von der Definition aus, daß der De der Abschnitt der Ausleitungsgänge ist, der ektodermaler Herkunft ist und somit eine Intima besitzt, so kommt man, wie oben bereits gezeigt, zu dem Ergebnis, daß die De bei den verschiedenen Vertretern der Ephemeroptera von unterschiedlicher Länge sind. In den meisten Fällen beginnen die De jedoch erst im distalen Penisabschnitt.

3. Die Vasa deferentia

Bei den Vd lassen sich in vielen Fällen ein schmälerer, cranialer, sich an die Reste der Testes anschließender Teil und ein caudaler, stark angeschwollener Teil unterscheiden, der als Vs fungiert (Abb. 34). Manchmal sind sogar noch innerhalb dieser als Vs bezeichneten Abschnitte Unterschiede festzustellen. Bei Ecdyonurus torrentis, Stenacron coralina, Stenonema vicarium, Epeorus sylvicola, Siphlonurus occidentalis, Siphlonurus alternatus, Ameletus inopinatus, Ameletus oregonensis, Parameletus chelifer, Isonychia sp. und Ephemerella ignata sind der craniale und der caudale Teil der Vs bereits äußerlich unterscheidbar. Der craniale Teil ist glatt und der caudale Teil ist geringelt (Abb. 34). Der letztere entspricht dem "coiled part" des De bei NEEDHAM et al. (1935). Zwischen den beiden Teilen befindet sich bei allen genannten Arten eine Engstelle, die äußerlich ebenfalls gut erkennbar ist. Auch

bei Rhithrogena semicolorata und Ephemerella major ist diese Engstelle vorhanden, obwohl beide Vs-Teile ungeringelt sind.

Die Vd sind im allgemeinen von einem dünnen Epithel ausgekleidet, das im Bereich der Vs meist etwas stärker ausgebildet ist. Bei Rhithrogena semicolorata, Ecdyonurus torrentis, Epeorus vitreus, Siphloplecton speciosum und Ametropus eatoni ist bis zur Engstelle zwischen den beiden Vs-Teilen kein Epithel vorhanden. Eine eigenartige Ausbildung nimmt das Epithel in den geringelten Teilen der Vs an. Es bildet septenartige Einfaltungen aus, die eine Art Kammerung der Vs hervorrufen (Abb. 35).

Die Ausleitungsgänge sind meist mehr oder weniger stark mit Spermien ausgefüllt, die z. T. mit Sekretschollen vermischt sind. Die Menge der Spermien hängt wohl auch davon ab, ob das Männchen vor oder nach der Kopulation gefangen wurde. In der Regel ist die Hauptmasse in den Vs anzutreffen. Bei den Arten, die einen gekammerten Vs-Abschnitt besitzen, ist der craniale Teil der Vs mit Spermien vollgestopft, während der caudale, gekammerte Teil meist total mit Sekret ausgefüllt ist. Wie schon PALMÉN (1884) berichtet, befinden sich manchmal auch im gekammerten Teil Spermien, und zwar immer im Zentrum der sie umgebenden Sekretmasse.

Bei Habrophlebia lauta und Habroleptoides modesta ist zwar keine Kammerung vorhanden, doch befinden sich in dem entsprechenden Vs-Abschnitt z. T. wabenähnlich angeordnete Sekretfäden, die von der Innenwand der Ausleitungsgänge ausgehen.

4. Die Eigenmuskulatur der Gonoducte

Auch die Eigenmuskulatur der Ausleitungsgänge ist bei den einzelnen Arten, teils aber auch in den verschiedenen Abschnitten der Ausleitungsgänge einer Art, recht unterschiedlich.

Nur bei Oligoneuriella rhenana und Baetisca rogersi besitzen die De auf ihrer ganzen Länge Eigenmuskulatur. Bei beiden Arten sind die De von einer kräftigen Längsmuskulatur umgeben, der noch eine dünne Ringmuskelschicht aufliegt (Abb. 38). Ansonsten sind die De nahezu immer muskellos. Bei

wenigen Arten greift die Muskulatur der Vd auch noch ein Stück weit auf die De über. Dies ist bei Coloburiscoides munionga, Hexagenia limbata occulta, Hexagenia bilineata und sämtlichen untersuchten Vertretern der Leptophlebiidae der Fall.

Bei den Vd kann man folgende Typen unterscheiden:

a) Vd cranial ohne Muskulatur, caudal mit Längsmuskeln. Diese sind bei Ametropus eatoni und Ephoron album sehr dünn, bei Siphloplecton speciosum kräftig ausgebildet. Bei E. album beginnen die Längsmuskeln von der Kommunikation im Bereich der Penisbasis an, bei A. eatoni und S. speciosum vom caudalen Vs-Teil an.

b) Vd in ihrem ganzen Verlauf von Längsmuskeln umgeben. Diese sind bei den meisten Arten sehr schwach ausgebildet: Ecdyonurus torrentis, Stenonema vicarium, Stenacron coralina, Epeorus vitreus, Epeorus sylvicola, Pseudiron sp., Rhithrogena semicolorata, Siphlonurus occidentalis, Siphlonurus alternatus, Ameletus inopinatus, Ameletus oregonensis, Isonychia rufa, Oligoneuriella rhenana, Tricorythodes minutus, Neoephemera youngi. Bei Potamanthus luteus und Potamanthus myops verstärkt sich die Muskulatur caudal etwas und bei Coloburiscoides munionga und Tricorythodes sp. ist sie von Anfang an kräftig entwickelt.

c) Vd zunächst mit dünner Ringmuskulatur, die von dem caudalen Vs-Teil an durch Längsmuskeln ersetzt wird: Siphlonurus aestivalis, Parameletus chelifer, Ephemerella ignata.

d) Vd sind von kräftiger Längsmuskulatur umgeben, um die noch ein dünner Ringmuskel gelagert ist: Baetisca rogersi.

e) Vd zunächst mit dünner Längsmuskulatur. Innerhalb der Penes wird diese durch eine dünne Ringmuskelschicht ersetzt, die noch von einer etwa viermal so starken Längsmuskellage umgeben ist: Palingenia longicauda.

f) Vd mit netzartig angeordneter Muskulatur. Diese ist bei Cloeon dipterum und Centroptilum luteolum zunächst kräftig, wird dann caudad dünner, um sich von dem caudalen Vs-Teil an wieder zu verstärken und dann allmählich auszudünnen. Bei Baetis rhodani, Baetis muticus und Callibaetis floridanus verliert sich die zunächst kräftige Muskulatur sehr schnell, so daß die Vd nahezu in ihrem ganzen Verlauf muskellos sind.

g) Vd mit Ringmuskulatur. Diese ist bei Ephemerella major, Dolania americana und Ephemera danica überall gleichbleibend dünn. Bei Habroleptoides modesta, Habrophlebia lauta, Leptophlebia vespertina, Leptophlebia cupida und Thraulodes sp. wird die zunächst gut ausgebildete Ringmuskulatur caudad immer schwächer. Von dem ventral gelegenen Teil der Vd im IX. Segment an sind diese von einem gewaltigen Ringmuskelkomplex umgeben, der sich caudad allmählich ausdünnt. Ähnliche Verhältnisse liegen bei Hexagenia limbata occulta und Hexagenia bilineata vor. Die zunächst dünne Ringmuskulatur beginnt sich im Bereich der Penisbasis gewaltig zu verstärken. Bei Hexagenia bilineata besteht der innere Teil des Muskelkomplexes aus kräftiger Längsmuskulatur.

Bei einigen Arten befindet sich an der Engstelle zwischen cranialem und caudalem Vs-Teil ein kräftiger Muskelsphinkter, so bei Rhithrogena semicolorata, Siphlonurus aestivàlis, Parameletus chelifer, Siphloplecton speciosum, Ephemerella major und Ephemerella ignata.

IV. Möglichkeiten der Spermaauspressung

Die ursprüngliche Form des Spermatransfers ist die durch Überführung von Spermatophoren. Diese wurden in zahlreichen verschiedenen Insektengruppen konvergent reduziert, was zur Übertragung flüssigen Spermas führte (GHILAROV 1961). Dies ist auch bei den Ephemeroptera der Fall.

Gedanken über Möglichkeiten der Spermaauspressung bei den Ephemeroptera machten sich erstmals LEVY (1948) und später SCHLEE (1969), der eine Übersicht über die Formen

des Spermatransports bei den Insektengruppen gab, die freies Sperma übertragen. Auf das Vorhandensein einer Spermapumpe bei der Ephemeroptera-Art Habrophlebia lauta wies GRIMM (1977) hin.

Spermapumpen mit irgendwelchen besonderen Chitinteilen, wie sie GRELL (1942) bei Panorpa, NEUMANN (1958) und andere bei den Diptera, SCHLEE (1969) bei den Psylliformes und MICKOLEIT (1971) bei den meisten Familien der Mecoptera festgestellt haben, kommen anscheinend bei den Ephemeroptera nicht vor.

Eine Spermapumpe, wie sie von GRIMM (1977) beschrieben wurde, ist bei den untersuchten Vertretern der Familie Leptophlebiidae und der Gattung Hexagenia vorhanden. Bei diesen ist der Endabschnitt der Vd von einem gewaltigen Ringmuskelkomplex (bei H. bilineata mit innerer Längsmuskulatur) umgeben. Es ist anzunehmen, daß die Spermaauspressung durch peristaltische Bewegung dieser Eigenmuskulatur der Ausleitungsgänge erfolgt. Auffällig ist, daß, soweit bis jetzt bekannt, eine derartige Spermapumpe nur bei sehr wenigen Vertretern der Ephemeroptera vorhanden ist. Bei den Leptophlebiidae könnte die Ausbildung der Spermapumpe in direktem Zusammenhang mit dem Verlust der Eigenbeweglichkeit der Spermatozoen stehen. (s. C. IV.).

Auch bei Siphloplecton speciosum, Coloburiscoides munionga, Parameletus chelifer, Palingenia longicauda, Tricorythodes sp., Cloeon dipterum und Centroptilum luteolum dürfte die Eigenmuskulatur der Ausleitungsgänge kräftig genug sein, um den Spermatransport zu bewerkstelligen. Doch kann hier von einer besonderen Spermapumpe nicht die Rede sein.

Bei vielen Vertretern der Ephemeroptera kommt eine Spermapumpe vor, wie sie ähnlich auch von BRINCK & FROEHLICH (1966) bei Isoperla grammatica (Plecoptera) festgestellt worden ist. So spielt bei Siphlonurus, Ameletus, Parameletus, Isonychia, Coloburiscoides, Epeorus, Ecdyonurus (Abb. 44), Rhithrogena (Abb. 32), Stenacron, Stenonema, Pseudiron, Oligoneuriella, Siphloplecton, Ephemerella, Tricorythodes, Pota-

manthus, Hexagenia, Ephoron, Palingenia, Neoephemera und Baetisca sicherlich der in der Regel sehr kräftig ausgebildete Penismuskel M34 eine wesentliche Rolle beim Spermatransfer, was schon LEVY (1948) vermutet. Das Auspressen des Spermas erfolgt durch Kontraktion des M34, was zu einer Volumenverringerung des Kopulationsorganes führt.

Auch Dolania besitzt einen M34, doch besteht dieser nur aus wenigen dorsoventral gerichteten, in der Penisbasis befindlichen Muskelfasern, die für eine Kontraktion des Penis zu schwach sein dürften. Ähnlich verhält es sich bei Ametropus, wo M34 (Abb. 37 e) erst im distalen Penisabschnitt auftaucht und sehr schwach ausgebildet ist.

Auffällig ist, daß bei Hexagenia beide Pumpentypen vorhanden sind. Zwar beginnt der Penismuskel erst in einem Bereich, in dem die Eigenmuskulatur der Ausleitungsgänge schon wieder etwas schwächer geworden ist, doch ist diese immer noch kräftig genug, um das Sperma zu transportieren. Zudem ist die Ringmuskelpumpe so weit distal gelagert, daß sie den Spermatransfer allein auszuführen vermag, wie dies auch bei den Leptophlebiidae der Fall ist.

Ferner ist auch bei Siphloplecton speciosum, Coloburiscoides munionga, Tricorythodes sp., Parameletus chelifer und Palingenia longicauda die Eigenmuskulatur der Ausleitungskräftig genug, um den Spermatransport zu bewerkstelligen. Trotzdem ist auch ein Penismuskel vorhanden. Wahrscheinlich dient die Eigenmuskulatur mehr der Zuleitung des Spermas zum eigentlichen "Pumpenraum" und verhindert durch ihre Kontraktion auch den Rückfluß des Spermas, wie dies BRINCK & FROEHLICH (1966) auch bei Isoperla grammatica vermuten. Den Rückfluß des Spermas verhindern sicher auch die bei einigen Arten an den Engstellen der Vs vorhandenen Muskelsphinkter.

Andererseits gibt es Arten, die weder einen Penismuskel noch eine ausreichende Eigenmuskulatur der Ausleitungsgänge besitzen. Dies trifft für Baetis muticus, Baetis rhodani, Callibaetis floridanus und Ephemera danica zu. Bei diesen Arten findet die Spermaauspressung vermutlich indirekt durch

Erhöhung des Binnendrucks im Abdomen statt. Der Binnendruck dürfte auch für die Zuleitung des Spermas in den Penisbereich eine Rolle spielen, besonders bei den Arten mit Penismuskel und nur geringer Eigenmuskulatur der Ausleitungsgänge. Es ist möglich, daß dieser Binnendruck über den Darm erfolgt, der bei den Imagines der Ephemeroptera ja nicht mehr als Verdauungsorgan tätig ist, sondern allgemein als aerostatisches Organ angesehen wird (STERNFELD 1907, PICKLES 1931, GRANDI 1950). Dabei ist hauptsächlich der Mitteldarm ziemlich voluminös ausgebildet. Er füllt fast das ganze Abdomen aus (FRITZE 1889) und ist an beiden Enden fest verschlossen (GRANDI 1950). Durch eine erhöhte Luftaufnahme, die durch die Dilatatoren des Vorderdarmes ermöglicht wird (STERNFELD 1907), kann Druck auf die zwischen Darm und Körperwand liegenden Geschlechtsorgane ausgeübt werden.

Abb. 45: Ecdyonurus torrentis. Querschnitt durch Styliger und Basis der Penes.

E. Zusammenfassung

1. Es wird kurz auf die äußere Morphologie der Abdomensegmente eingegangen und dabei vor allem auf die Abweichungen bei Campsurus sp. hingewiesen.

2. Die praegenitale, genitale und postgenitale Muskulatur von 18 Gattungen (Siphlonurus, Siphloplecton, Callibaetis, Centroptilum, Cloeon, Oligoneuriella, Isonychia, Ecdyonurus, Rhithrogena, Leptophlebia, Habroleptoides, Ephemerella, Dolania, Potamanthus, Ephemera, Hexagenia, Palingenia und Campsurus), die 12 Familien angehören, wird verglichen und es wird versucht einen Grundplan der abdominalen Muskulatur aufzustellen.

3. Die männlichen Gonoducte von Vertretern der Familien Siphlonuridae, Metretopodidae, Ametropodidae, Baetidae, Oligoneuriidae, Heptageniidae, Leptophlebiidae, Ephemerellidae, Tricorythidae, Neoephemeridae, Caenidae, Baetiscidae, Behningiidae, Potamanthidae, Ephemeridae, Palingeniidae und Polymitarcidae (insgesamt 33 Gattungen) wurden untersucht.

Die Gonoducte bestehen aus den mesodermalen Vasa deferentia (Vd) und den ektodermalen, mit einer Intima versehenen, Ductus ejacolatorii (De). Letztere bilden den kürzeren Endabschnitt und beginnen, mit Ausnahme von Oligoneuriella und Baetisca, erst innerhalb der Penes.

Die Gonoducte sind meist in ihrem ganzen Verlauf getrennt. Kommunikationen treten bei Baetis, Centroptilum und Cloeon (cranial) sowie bei Epeorus, Rhithrogena, Tricorythodes sp., Ephemerella major, Hexagenia, Dolania und Ephoron (caudal) auf. Zu einem unpaaren Endabschnitt vereinigen sich die Gonoducte bei Cloeon, Neoephemera und Baetisca.

Bei den Vd lassen sich oft ein schmälerer, cranialer, sich an die Reste der Testes anschließender Teil und ein caudaler, stark angeschwollener Teil unterscheiden, der als Vesicula seminalis (Vs) fungiert.

Die Vd lassen sich aufgrund der Eigenmuskulatur in sieben verschiedene Typen einteilen. Die De sind fast immer muskellos und nur bei Oligoneuriella und Baetisca in ihrer ganzen Länge mit Eigenmuskulatur versehen.

4. Möglichkeiten des Spermatransports und Spermatransfers werden diskutiert.

Es wurden 2 verschiedene Typen von Spermapumpen festgestellt:
a) Die Spermapumpe besteht aus dem caudalen Teil der Vd, der von einer mächtigen Ringmuskelschicht umgeben ist. Der Spermatransfer erfolgt sicherlich durch peristaltische Bewegung dieser Ringmuskulatur. Dieser Pumpentyp wurde nur bei den Vertretern der Familie Leptophlebiidae und bei der Gattung Hexagenia festgestellt.
b) Der Spermatransfer erfolgt durch Kontraktion des im Penis befindlichen Penismuskels M34, was zu einer Volumenverringerung des Kopulationsorganes führt. Dies ist bei den Gattungen Siphlonurus, Ameletus, Parameletus, Siphloplecton, Oligoneuriella, Isonychia, Coloburiscoides, Ephemerella, Tricorythodes, Potamanthus, Hexagenia, Ephoron, Palingenia, Neoephemera und Baetisca der Fall. Bei Hexagenia sind also beide Pumpentypen vorhanden.

5. Die Ultrastruktur der Spermatozoen von Siphlonurus aestivalis (Siphlonuridae) und Habrophlebia lauta (Leptophlebiidae) wird verglichen.

Die Spermatozoen von H. lauta sind geißellos und besitzen keine Eigenbeweglichkeit mehr. Lichtmikroskopisch konnte dieser Befund auch bei den anderen untersuchten Vertretern der Leptophlebiidae festgestellt werden. Es wird vermutet, daß die Ausbildung der Ringmuskelpumpe bei den Leptophlebiidae in direktem Zusammenhang mit dem Verlust der Eigenbeweglichkeit der Spermatozoen steht.

Verzeichnis der Abkürzungen

Ao	=	Aorta
C	=	Kritallkörper
Cer	=	Cercus
D	=	Darm
De	=	Ductus ejaculatorius
Dw	=	Darmwand
F	=	Flagellum
Fr	=	Follikelreste
Gc	=	Gonocoxite
Kom	=	Kommunikation
Kw	=	Körperwand
M	=	mitochondriales Derivat
mF	=	membranöse Falte
N	=	Nucleus
Pa	=	Penisarm
Pen	=	Penis
Rm	=	Ringmuskulatur
S	=	Sternum
Sek	=	Sekret
Sperm	=	Spermatozoen
Sp	=	Subanalplatte
Spp	=	Spermapumpe
Sty	=	Stylus
T	=	Tergum
Tf	=	Terminalfilum
Vd	=	Vasa deferentia
Vs	=	Vesicula seminalis

Literatur:

ACHTELIG, M. (1975): Die Abdomenbasis der Neuropteroidea (Insecta, Holometabola). Eine vergleichend anatomische Untersuchung des Skeletts und der Muskulatur. - Zoomorphologie 82: 201-242; Berlin.

BACCETTI, B. (1972): Insect sperm cells. - Adv. Insect Physiol. 9: 315-397; London & New York.

BACCETTI, B., R. DALLAI & F. GIUSTI (1969): The spermatozoon of Arthropoda. VI. Ephemeroptera. - J. Ultrastruct. Res. 29: 343-349; New York.

BACCETTI, B., R. DALLAI, F. ROSATTI, F. GIUSTI, F. BERNINI & G. SELMI (1974): The spermatozoon of Arthropoda. XXVI. The spermatozoon of Isoptera, Embioptera and Dermaptera. - J. Microscopie 21: 159-172; Paris.

BIRKET-SMITH, J. (1971): The abdominal morphology of Povilla adusta NAVAS (Polymitarcidae) and Ephemeroptera in general. - Ent. Scand. 2: 139-160; Kopenhagen.

BRINCK, P. (1957): Reproductive system and mating in Ephemeroptera. - Opusc. Entomol. Lund. 22: 1-37; Lund.

BRINCK, P. & C.G. FROEHLICH (1966): The reproductive organs of the Plecopteron Isoperla grammatica (Poda, 1761). - Entomol. Tidskr. 81: 53-62; Stockholm.

DALLAI, R., B. BACCETTI, F. BERNINI, E. BIGLIARDI, A.G. BURRINI, F. GIUSTI, M. MAZZANI, V. PALLINI, T. RENIERI, F. ROSATI, G. SELMI & M. VEGNI (1974): New models of aflagellate arthropod spermatozoa. In AFZELIUS, B.A. (edit.): The functional anatomy of the spermatozoon: 279-287; Pergamon Press, Oxford & New York.

DEMOULIN, G. (1958): Nouveau schema de classification des Archodonates et des Ephéméroptères. - Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg. 34 (27): 1-19; Brüssel.

DEMOULIN, G. (1961): Encore les Behningiidae (Ephemeroptera). - Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg. 37 (41): 1-6; Brüssel.

DESPAX, R. (1949): Ordre des Ephéméroptères. In GRASSÉ, P.: Traité de Zoologie 9: 279-309; Masson et C^{ie} Éditeurs, Paris.

DRENKELFORT, H. (1910): Neue Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie von Siphlonurus lacustris Eaton. - Zool. Jb., Anat. 29: 527-309; Jena.

DÜRKEN, B. (1907): Die Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden unter Berücksichtigung der Morphologie des Insektenflügels. - Z. wiss. Zool. 87: 435-550; Leipzig.

EASTHAM, L.E.S. (1958): The abdominal musculature of nymphal Chloeon dipterum L. (Insecta: Ephemeroptera) in relation to gill movement and swimming. - Proc. Zool. Soc. London 131: 279-291; London.

EDMUNDS, G.F. (1973): Some critical problems of the family relationships in the Ephemeroptera. - Proc. 1st Int. Conf. Ephemeroptera 1970: 145-154; Leiden.

GHILAROV, M.S. (1961): Evolution des modes d´ insémination chez les insectes au cours de leur phylogénèse. - Scientia 96: 386-391; Milano.

GRANDI, M. (1950): Contributi allo stodio degli "Efemeroidei" italiani. XIV. Morfologia ed istologia dell´apparato digerente degli stadi preimmaginali, subimmaginali ed immaginali di vari generi e specie. - Boll. Ent. Ist. Univ. Bologna 18: 58-92; Bologna.

GRANDI, M. (1960 a): Contributi allo studio degli Efemeoidei italiani. XXIII. Gli organi genitali esterni machili degli Efemeroidei. - Boll. ist. Ent. Univ. Bologna 24: 67-120; Bologna.

GRANDI, M. (1960 b): Particolare costituzione degli organi genitali esterni nei maschei dei Betidi (Insecta - Ephemeroidea). - R. C. Accad. Lincei 28: 86-91; Rome.

GRANDI, M. (1962): Contributi allo studio degli Efemerotteri italiani. XXIV. I muscoli somatici addominale degli Efemerotteri. - Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna 26: 179-206; Bologna.

GRANDI, M (1964): Contributi allo studio degli Efemerotteri italiani. XXV. Gli organi genitali esterni maschili nelle forme preimmaginali degli Efemerotteri. - Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna 27: 77-117; Bologna.

GRELL, K.G. (1942): Der Genitalapparat von Panorpa communis L. - Zool. Jb., Anat. 67: 513-588; Jena.

GRIMM, R. (1977): Die Spermapumpe der Eintagsfliegen-Art Habrophlebia lauta (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). - Ent. Germ. 3: 337-343; Stuttgart.

GÜNTHER, K.K. (1961): Funktionell-anatomische Untersuchung des männlichen Kopulationsapparates der Flöhe unter besonderer Berücksichtigung seiner postembryonalen Entwicklung (Siphonaptera). - Dtsch. ent. Z., N.F. 8: 258-349; Berlin.

HEINER, H. (1915): Zur Biologie und Anatomie von Cloeon dipterum L., Baetis binoculatus L. und Habrophlebia fusca CURT. - Jena. Z. Naturwiss. 53: 289-340; Jena.

HENNIG, W. (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. - Verlag W. Kramer, Frankfurt/Main.

ILLIES, J. (1968): Ephemeroptera. In M. BEIER (edit.): Handb. Zool. 4 (2) 2/5: 1-63; Walter de Gruyter & Co., Berlin.

JOLY, M. (1877): On the reproductive apparatus of Ephemeridae. - Ann. Mag. Nat. Hist. 19: 193-195; London.

KLOCKE, F. (1926): Beiträge zur Anatomie und Histologie der Thyanopteren. - Z. wiss. Zool. 128: 1-36; Leipzig.

KOSS, R.W. & C.F. EDMUNDS (1974): Ephemeroptera eggs and their contribution to phylogenetic studies of the order. - Zool. J. Linn. Soc. 55: 267-349; London.

LANDA, V. (1973): A contribution to the evolution of the order Ephemeroptera based on comparative anatomy. - Proc. 1st Int. Conf. Ephemeroptera 1970: 145-154; Leiden.

LEVY, H.A. (1948): The male genitalia of Ephemeridae (mayflies). J. N. Y. Ent. Soc. 56: 25-41; Lancaster.

McCAFFERTY, W.P. (1979): Evolutionary trends among the families of Ephemeroidea. - Proc. 2nd Int. Conf. Ephemeroptera 1975: 45-50;

McCAFFERTY, W.P. & G.F. EDMUNDS (1979): The higher classification of the Ephemeroptera and its evolutionary basis. - Annls entomol. Soc. Am. 72: 5-12; Columbus & Ohio.

MATSUDA, R. (1976): Morphology an Evolution of Insect Abdomen. - Pergamon Press, Oxford.

MICKOLEIT, G. (1971): Das Exoskelet von Notiothauma reedi McLachlan, ein Beitrag zur Morphologie und Phylogenie der Mecoptera (Insecta). - Z. Morph. Tiere 69: 318-362; Berlin.

MORRISON, E.R. (1919): The may-fly ovipositor, with notes on Leptophlebia and Hagenulus. - Can. Entomol. 51: 139-146; Ottawa.

NEEDHAM, J.G., J.R. TRAVER & Y.C. HSU (1935): The biology of mayflies. - Comstock Publishing Co., Ithaka & New York.

NEUMANN, H. (1958): Der Bau und die Funktion der männlichen Genitalapparate von Trichocera annulata MEIG. und Tipula paludosa MEIG. (Dipt. Nematocera). - Dtsch. ent. Ztschr. 5, N.F.: 235-298; Berlin.

PALMÉN, J.A. (1884): Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. - Dissertation Helsingfors.

PHILLIPS, D.M. (1969): Exceptions to the prevailing pattern of tubules (9+9+2) in the sperm flagella of certain insects species. - J. Cell. Biol. 40: 38-43; New York.

PICKLES, A. (1931): On the metamorphosis of the alimentary canal in certain Ephemeroptera. - Trans. entomol. Soc. Lond. 79: 263-274; London.

PUTHZ, V. (1978): Ephemeroptera. In ILLIES, J. (edit.): Limnofauna Europaea: 256-263; G. Fischer Verlag, Stuttgart.

QADRI, A.H. (1940): On the development of genitalia and their ducts of orthopteroid insects. - Trans. Roy. Entomol. Soc. Lond. 90: 121-173; London.

REGER, J.F. (1962): A fine-structure study on spermiogenesis in the Tick Amblyomma disimili, with special reference to the development of motile process. - J. ultrastruc. Res. 7: 550-565; New York.

RICHARDS, O.W. & R.G. DAVIES (1977): Imms' general textbook of entomology, 10th ed., Vol. 2: 421-1364; Chapmann & Hall, London.

RIEK, E.F. (1973): The classification of the Ephemeroptera. - Proc. 1st Int. Conf. Ephemeroptera 1970: 160-170; Leiden.

SCLEE, D. (1969): Sperma-Übertragung (und andere Merkmale) in ihrer Bedeutung für das phylogenetische System der Sternorrhyncha (Insecta, Hemiptera). - Z. Morph. Tiere 64: 95-138; Berlin.

SNODGRASS, R.E. (1931): Morphology of the insect abdomen. Part 1. General structure of the abdomen and its appendages. - Smith. Misc. Coll. 85 (6): 1-128; Washington.

SNODGRASS, R.E. (1935): Principles of insect morphology. - McGraw-Hill, New York & London.

SNODGRASS, R.E. (1936): Morphology of insect abdomen. III. The male genitalia. - Smith. Misc. Coll. 95 (4): 1-96; Washington.

SNODGRASS, R.E. (1957): A revised interpretation of external reproductive organs of male insects. Smith. Misc. Coll. 135 (6): 1-60; Washington.

SOLDÁN, T. (1979 a): The structure and development of the male internal reproductive organs in six European species of Ephemeroptera. - Acta entomol. bohemoslov. 76: 22-33; Prag.

SOLDÁN, T. (1979 b): A comparative study of spermatozoa of some Central European Ephemeroptera. - Acta entomol. bohemoslov. 76: 223-230; Prag.

SOLDÁN, T. (1979 c): Internal anatomy of Dolania americana (Ephemeroptera: Behningiidae). - Annls. entomol. Soc. Am. 72: 636-441; Columbus & Ohio.

STERNFELD, R. (1907): Die Verkümmerung der Mundteile und der Funktionswechsel des Darms bei den Ephemeriden. - Zool. Jb., Anat. 24: 415-430; Jena.

TORGERSON, R.L. & R.D. AKRE (1969): Reproductive morphology and behavior of a Thysanuran, Trichatelura manni, associated with Army Ants. - Annls entomol. Soc. Am. 62: 1367-1374; Columbus & Ohio.

TSHERNOVA, O.A. (1970): On the classification of fossil and recent Ephemeroptera. - Entomol. Review 49: 71-81; Washington.

VÉRRIER, M.L. & P. BRINCK (1970): Ephemeroptera. In TUXEN, S.L. (edit.): Taxonomist' s glossary of genitalia in insects, 2nd ed.: 30-31; Verlag Munksgaard, Copenhagen.

WHEELER, W.M. (1893): A contribution to the insect embryology. - J. Morph. 8: 1-160; Philadelphia.

WISELY, B. (1965): Studies on Ephemeroptera. III. Coloburiscus humeralis (Walker); Morphology and anatomy of winged stages. - New Zealand J. Sci. 8: 398-415; Wellington.

Meine akademischen Lehrer waren:

Prof. Dr. D. Ammermann
Dr. K.-D. Balke
Dr. D. Bunke
Dr. K. Dobat
Prof. Dr. W. Frey
Prof. Dr. K. G. Grell
Prof. Dr. J. Guglielmi
Prof. Dr. W. Hennig
Prof. Dr. H. Hurka
Prof. Dr. E. Kulzer
Dr. K. U. Leistikow
Prof. Dr. K. Mägdefrau
Prof. Dr. H. Metzner
Prof. Dr. G. F. Meyer
Dr. G. Mickoleit
Prof. Dr. W. Pfeiffer
Dr. W. Rähle
Prof. Dr. D. Riedel
Prof. Dr. V. Schwartz
Prof. Dr. B. Schwemmle
Prof. Dr. A. Seilacher
Prof. Dr. W. Seyffert
Prof. Dr. J. Wendt
Prof. Dr. G. Weitzel
Prof. Dr. K. Wöhrmann
Prof. Dr. S. Winkler

Lebenslauf:

24.03.1948	geboren in Ellwangen a.d. Jagst. Eltern: Lothar Grimm, Werkmeister und Adelheid Grimm, geb. Güntner, Hausfrau.
1955 - 1960	Grundschule in Ellwangen a.d. Jagst.
1960 - 1968	Peutinger-Gymnasium in Ellwangen a.d. Jagst. Abitur: 14.06.1968.
01.07.1968 - 31.12.1969	Wehrdienst.
SS 1970 - WS 1975/76	Studium der Biologie an der Eberhard-Karls-Universität Tübingen.
17.04.1972	Diplomvorprüfung in Biologie.
24.03.1976	Diplomhauptprüfung in Biologie mit Hauptfach Zoologie.
April 1977 - Juli 1983	Anfertigung der vorliegenden Dissertation am Institut für Biologie III, Lehrstuhl Zoologie, unter der Leitung von Professor Dr. K.G. Grell.
seit 01.11.1979	Wissenschaftlicher Angestellter am Institut für Biologie III der Universität Tübingen, Lehrbereich Zoologie.